L
LYCEUM

COLECȚIA LYCEUM

MIRCEA TUFESCU

Evoluția speciilor animale

EDITURA ALBATROS

Scanned with OKEN Scanner

MIRCEA TUFESCU

Evoluţia speciilor animale

Cuvînt înainte de
conf. dr. G. STRUNGARU

EDITURA ALBATROS

10.14

Scanned with OKEN Scanner

CUVÎNT ÎNAINTE

Ne aflăm în fața unei cărți care răspunde necesității de a se prezenta tineretului studios — în primul rînd elevilor de liceu — o imagine actuală a problematicii și a modalităților de cercetare într-un domeniu de o covîrșitoare însemnătate — evoluționismul biologic.

Introducerea în acest domeniu, care se constituie printr-o sinteză generalizatoare a practic tuturor datelor particulare din științele despre viață, permite dobîndirea unei viziuni de ansamblu în biologie și, în același timp, înțelegerea rolului, structurii și dinamicii diferitelor discipline biologice.

Evident, manualele școlare furnizează cunoștințe de esență asupra unora din problemele dezbătute în carte, dar lucrarea de față oferă o imagine mult mai bogată, mai aprofundată, îi aduce pe cititori mult mai aproape de realitatea cercetării, invită la meditație și chiar . . . la acțiune.

Considerăm că această carte va avea darul să atragă către biologie numeroși tineri înzestrați. Ne bazăm această presupunere pe faptul că autorul a reușit să evidențieze clar cîteva trăsături ale științelor despre viață, care au o deosebită „putere de seducție". Este vorba, firește, despre „frumusețea" formelor naturii vii, despre caracterul spectacular și captivant al unor fenomene biologice, dar nu numai despre atît. Dr. Mircea Tufescu aduce în discuție, alături de asemenea elemente „afective", datele care atestă complexitatea și subtilitatea modului

Scanned with OKEN Scanner

de a gîndi în biologie, excepționala valoare științifică fundamentală și practică a cunoștințelor de biologie. Autorul, făcînd incursiuni îndeosebi în biocibernetică, genetică, biologia populațiilor de organisme subliniază faptul că în biologia modernă au pătruns puternic matematica, fizica, chimia, ingineria care, prin intermediul mai multor discipline de graniță sau chiar direct își găsesc în științele despre viață, în vederea dezvoltării, o adevărată „țară a făgăduinței". Este cît se poate de semnificativ faptul că numeroși mari fizicieni, laureați ai premiului Nobel chiar, au trecut la studiul proceselor fizice din organismele vii.

De pe urma angajării unor minți tinere, capabile, cucerite de spiritul științei moderne, în cercetarea fenomenelor vieții, vor avea numai de cîștigat, atît biologia cît și știința în general.

Această carte, pe lîngă faptul că este o chemare adresată tinerilor către lucrul activ în biologie, oferă, într-o formă accesibilă, un material științific de valoare tuturor celor interesați în cunoașterea marilor probleme ale biologiei și în dobîndirea unei imagini a stadiului actual al concepției evoluționiste.

Însușirile menționate ale acestei lucrări o recomandă pentru biblioteca oricărei persoane cu preocupări de cultură științifică generală.

Conf. Dr. G. STRUNGARU

Scanned with OKEN Scanner

INTRODUCERE

Care sînt caracteristicile fundamentale ale materiei vii, ce similitudini se pot depista între individ şi populaţie, cum acţionează mecanismele genetice şi ecologice în modificarea organizării sistemelor biologice? Iată numai cîteva întrebări frecvent întîlnite în biologia contemporană. Deşi par simple, răspunsurile implică un cîmp larg de probleme, iar unele depăşesc adeseori domeniul strict biologic, angrenînd cunoştinţe de matematică, fizică sau chimie.

Revoluţia produsă în ştiinţele biologice în urma unor descoperiri remarcabile, cît şi a utilizării unei tehnologii şi concepţii noi de abordare a problemelor a situat acest domeniu de cunoaştere în centrul atenţiei ştiinţei mondiale.

La analiza temeinică a multora dintre problemele mari ale omenirii (sănătatea şi hrana omului, poluarea, energia disponibilă, explozia demografică), biologia joacă un important rol. Faptul se reflectă şi în preocuparea unor instituţii guvernamentale ori a organismelor internaţionale O.N.U., care acordă o atenţie sporită ştiinţelor biologice contemporane. În acest context, biologia contemporană românească se înscrie, la rîndul ei, pe linia unei dezvoltări ascendente, iar cercetarea ştiinţifică este direcţionată spre rezolvarea problemelor majore care formează preocupările actuale ale acestui domeniu.

Pentru biologie, şcoala se înscrie pe linia aceleiaşi evoluţii ascendente, reflectînd Hotărîrea Plenarei C.C. al P.C.R. din 18—19 iunie 1973 cu privire la dezvoltarea şi perfecţionarea învăţămîntului în Republica Socialistă România, în care se subliniază ca o sarcină importantă: „modernizarea

Scanned with OKEN Scanner

sistematică a conținutului învățămîntului și metodelor de transmitere a cunoștințelor în ritmul impus de evoluția științei, tehnicii și culturii."

Volumul *Evoluția speciilor animale* se adresează elevilor care doresc să aprofundeze cunoștințele de biologie generală însușite în anul IV de liceu, celor care se pregătesc pentru bacalaureat, precum și tuturor tinerilor interesați să urmărească principalele probleme ale biologiei contemporane, dar mai ales evoluționismul modern reprezentat prin teoria sintetică. Avînd în vedere cunoștințele de botanică, zoologie și anatomo-fiziologie umană învățate de elevi în clasele anterioare, lucrarea se prezintă îndeosebi ca o sinteză de biologie teoretică, tematica abordată fiind grupată în jurul concepției evoluționiste moderne și a concretizării acesteia pentru evoluția regnului animal. În acest fel ea face o trecere în revistă a problemelor teoretice de biologie modernă, iar prin exemplificările date cuprinde aspecte ale teoriei sistemice, geneticii moleculare și populaționale, ecologiei, teoriei sintetice a evoluției, zoologiei filogenetice și evoluției antropice. Cu toate că, în general, ideile fundamentale ale domeniilor citate au fost tratate fără a se intra în amănunt, pentru o mai bună înțelegere a proceselor biologice sînt prezente și o serie de analize de detaliu, tipărite cu litere mici; ele pot fi urmărite sau eliminate după interesul de aprofundare al cititorului.

Pe linia corelării interdisciplinare, caracteristică a științelor moderne, și ținînd seama de tratarea cantitativă impusă astăzi problemelor de biologie teoretică, lucrarea folosește o serie de cunoștințe de matematică. Din acest punct de vedere, pentru sporirea gradului de accesibilitate, s-au utilizat doar domeniile algebrei și geometriei analitice, evitîndu-se folosirea metodelor calculului diferențial și integral abordat în ultimii ani de liceu. Aspectele de calcul probabilistic sînt prezentate de asemenea la un nivel corespunzător de accesibilitate. Operînd la acest nivel al cunoașterii, în lucrare a fost inclus un sistem de modelare cantitativă a selecției naturale și driftului genetic. Față de lucrările de strictă specialitate, care apelează la calculatorul electronic, modelele prezen-

Scanned with OKEN Scanner

tate sînt reduse la dispozitive simple (bazate pe seturi de fişe, bile, zaruri) care se pot realiza cu minim de efort de către elevi, sub îndrumarea profesorului şi se pot utiliza în cadrul orelor de lucrări practice.

Prima parte a volumului prezintă caracteristicile fundamentale ale materiei vii, care definesc problema organizării sistemelor biologice de nivele diferite. Cititorul va desprinde, desigur, ideea complexităţii structurale şi funcţionale a lumii vii. Partea a doua tratează diversificarea lumii vii prin mecanismul evoluţiei. Dată fiind varietatea mare a teoriilor evoluţioniste a fost necesară caracterizarea orientărilor fundamentale şi ilustrarea relaţiilor de idei dintre teoria sintetică a evoluţiei şi a celor care au precedat-o.

Sperăm ca volumul de faţă astfel conceput, fără a avea pretenţie a fi exhaustiv, să-i dea posibilitatea cititorului să aprecieze progresul uriaş făcut în ultimii ani în modul de abordare a mecanismelor evoluţiei şi, totodată, să-i formeze o imagine asupra stadiului actual al discuţiilor şi cercetărilor din acest domeniu al biologiei.

Scanned with OKEN Scanner

Caracteristicile fundamentale ale materiei vii

ORGANIZAREA SISTEMICĂ

I. TEORIA SISTEMICĂ

Nu se ştie astăzi cine a fost primul gînditor care, cu multe mii de ani în urmă, în negura neclară a începuturilor istoriei umane, observînd o rocă şi un organism şi-a pus problema diferenţelor existente între corpurile neînsufleţite şi lumea vie. „Ce este viaţa, ce îi este caracteristic?" s-au întrebat oamenii şi continuă încă să se întrebe, pentru că de fiecare dată de la un secol la altul apar răspunsuri aproape noi bazate pe modalităţi diferite de înţelegere a problemei, preluînd eventual ideile importante ale unor concepţii anterioare, dar aprofundîndu-le şi punîndu-le într-o nouă lumină. Şi astăzi este dificil încă de a da un răspuns complet întrebării formulate la începutul istoriei umane. Dar cunoştinţele actuale ne permit să schiţăm un număr important de caracteristici ale vieţii.

Se pare că una dintre aceste trăsături fundamentale ale vieţuitoarelor o reprezintă *organizarea lor sistemică** de un tip specific.

* Prin sistem se înţelege mulţimea de elemente şi mulţimea de relaţii dintre aceste elemente, relaţii relativ invariante formînd reguli caracteristice de funcţionare. Sistemele se pot clasifica după mai multe criterii. În măsura în care se pot identifica în univers sau se pot realiza prin acţiunea omului, sînt următoarele categorii: reale (fizice, chimice, biologice, psihice, sociale etc.), realizabile (tehnice) posibile (matematice, logice etc.). Sintetic însă, din punctul de vedere al schimburilor de materie cu universul înconjurător, ele sînt: sisteme izolate, închis. şi deschise. (*Micul dicţionar filozofic*, Ed. Politică, Bucureşti, 1973, pe 511).

Scanned with OKEN Scanner

Pentru a înțelege ce este un sistem și ce caracteristici prezintă sistemele biologice este necesar să analizăm pe scurt ideile fundamentale ale teoriei sistemice. Relativ recentă, ea este datorată lui Ludwig von Bertalanffy și apare în 1932, odată cu lucrarea sa „Biologie teoretică" (*Theoretische Biologie*). Ideea principală pe care o subliniază este că întreaga materie (vie și nevie) se bazează pe structuri aflate în interacțiune, alcătuind sisteme. De la un cristal banal de sare și pînă la sistemul solar cercetătorul poate constata existența acestora. Sistemul este definit de către Bertalanffy, într-o lucrare ulterioară, drept: „un ansamblu de elemente aflate în interacțiune". Deci cheia înțelegerii noțiunii de sistem rezidă în lămurirea interacțiunii existente între părțile sale componente. Interacțiunea trebuie înțeleasă ca o manifestare *permanentă* și de o *durată* mai lungă, ceea ce a condus la o *profundă specializare* funcțională a părților componente ale sistemului și deci la imposibilitatea existenței lor în mod autonom, adică în afara sistemului.

Desigur că o astfel de definire a noțiunii este încă vagă prin caracterul ei abstract. Lucrurile devin însă mai clare, dacă ne referim la un exemplu concret, pe care îl vom lua din domeniul biologiei.

Organismele animale cele mai primitive sînt formate dintr-o singură celulă, fiind cunoscute și sub numele de *protozoare*, de la cuvintele grecești *protos*=primul, și *zoon*=animal. O astfel de celulă are toate caracteristicile importante ale unui individ: se mișcă, „mănîncă" celule mai mici sau substanță organică din mediul înconjurător, consumă oxigen, deci respiră, se divide dînd naștere la urmași, este sensibilă la acțiunea diferiților excitanți etc. Întrunește deci calitățile unui individ biologic.

În lunga existență a vieții pe planeta noastră, astfel de organisme animale unicelulare au dat naștere, prin evoluție, la forme pluricelulare, la care individul este reprezentat prin mai multe celule ce se află într-o interdependență funcțională. Acum peste un milion de ani, ca rezultat al complexului proces al evoluției regnului animal a apărut omul. La acest organism superior specializările și intercondiționările

Scanned with OKEN Scanner

dintre celulele componente sînt extrem de complexe. De exemplu un neuron (o celulă nervoasă) prezintă, în general, caracteristicile biologice citate pentru un protozoar; dar în afara acestora posedă încă o calitate suplimentară: manifestarea lor normală este dependentă de relațiile cu restul organismului. Fiind o celulă foarte specializată, neuronul uman necesită condiții speciale de hrană și respirație pe care nu le poate realiza cu forțe proprii. Ele sînt asigurate de sînge, care aduce glucide și oxigen. La rîndul ei, cantitatea de glucide din sînge, adică *glicemia*, este reglată în mod complex de acțiunea unor glande endocrine și de însăși sistemul nervos. Se observă deci existența unor complicate interacțiuni între celulele organismului uman, care asigură buna lor funcționare.

Ce s-ar întîmpla însă cu activitatea neuronilor din scoarța cerebrală, dacă ar interveni o defecțiune în reglarea glicemiei? Din nefericire natura a realizat o astfel de experiență. Există oameni la care mecanismele reglării glicemice sînt deficitare, boala cunoscută sub numele de diabet zaharat, fiind datorată insuficienței unui hormon — insulina. Prin progresele medicinii, în zilele noastre carența este suplinită pe cale artificială prin injectarea insulinei. Datorită deficiențelor de reglare glicemică bolnavii sînt însă expuși fie acțiunii unui șoc hipoglicemic (datorat unei cantități mai mari de insulină în raport cu glucidele din organism), fie unei situații inverse, de hiperglicemie persistentă rezultată în urma creșterii cantității de glucide în raport cu hormonul. Interesantă pentru analiza pe care o întreprindem este manifestarea șocului hipoglicemic provocat de scăderea cantității de glucide din mediul intern, respectiv a prețioasei hrane pentru neuroni. Urmarea se constată imediat, pe măsura gravității fenomenului. Dacă inițial bolnavul mai poate răspunde la întrebări, deci creierul funcționează normal, se constată apoi că răspunsurile lui sînt tot mai confuze ulterior manifestîndu-se starea de leșin hipoglicemic. S-ar putea spune că, nealimentat cu hrană, creierul a intrat „în grevă" și nu mai participă la activitatea de coordonare a organismului. Pur și simplu, neuronii cerebrali supraviețuiesc fără a fi

Scanned with OKEN Scanner

capabili de acţiune. Desigur că lipsa unei activităţi nervoase normale afectează la rîndul ei întreg organismul. Dar fenomenul citat este mult mai complex şi nu dorim să îl analizăm în mod special. Schiţa sumară prezentată este credem, suficientă pentru a înţelege că existenţa unei celule specializate depinde de buna funcţionare a întregului organism, o viaţă independentă a ei fiind imposibilă în mod normal. Aceasta este principala diferenţă dintre un protozoar, la care o singură celulă este un individ, şi neuronul uman, care este numai un element specializat al organismului.

Datele citate conduc inevitabil către o concluzie importantă: individul biologic, fie că este reprezentat printr-o celulă autonomă, fie printr-un organism pluricelular, se comportă ca un *sistem cibernetic**, avînd capacitatea de existenţă proprie şi totodată o organizare a elementelor componente, o anumită structură care îi permite funcţionarea.

Pe de altă parte, între elemente reunite accidental, deşi se manifestă o interacţiune, ele nu reprezintă un sistem, dată fiind lipsa unei calităţi importante: *specializarea*. Se poate cita un caz interesant din lumea vie: organismele coloniale. Se cunosc de exemplu o serie de protozoare la care mai multe celule formează o colonie, aceasta nefiind însă un individ pluricelular pentru simplul motiv că elementele constituiente, dacă sînt separate din diferite cauze de ansamblu, îşi pot continua existenţa independent. În general colonia poate fi considerată ca un agregat în care părţile constituente au evoluat puţin pe calea specializării întrucît prezintă încă o capacitate de autonomie. Deci, în acest caz, sistemul biologic este reprezentat de către fiecare individ component. Faţă de situaţia generală citată există însă şi o serie de excepţii. Se pot astfel întîlni organisme coloniale cu o integralitate crescută, manifestată printr-o profundă

* Sistemul cibernetic este un sistem deschis cu autoreglare, realizat de om, fiind capabil să-şi controleze şi retuşeze activitatea între reperele stabilite.

Scanned with OKEN Scanner

specializare a indivizilor constituenţi, ca la hidrozoarele sifonofore sau la briozoare, pentru a cita numai două exemple din regnul animal. Pentru lumea vie există, deci, situaţii cînd delimitarea unui sistem este dificilă de realizat şi impune multă prudenţă.

Analizînd din aproape în aproape toate formaţiunile vii şi nevii, Bertalanffy ajunge la concluzia că întreg universul este constituit sub formă de sisteme, adică *materiei îi este caracteristică organizarea sistemică.* Ţinînd seama de cele două realităţi fundamentale ale materiei — *masa* şi *energia* — omul poate identifica două categorii de sisteme naturale: cele închise (1) şi cele deschise (2).

1. *Sistemele închise* sînt caracterizate prin schimburi predominante de energie cu mediul înconjurător, cu pierderi sau cîştiguri reduse de masă. De exemplu o planetă, cum este Pămîntul, deşi depărtată de alte sisteme similare, pe lîngă schimbul constant de energie prezintă, într-o proporţie redusă, aceleaşi fenomene de cîştig şi pierdere în ce priveşte masa sa, concretizate prin meteoriţii şi praful cosmic care cad pe suprafaţa ei, cît şi prin rachetele pe care omul le trimite în cosmos. Cercetările geofizice din deceniul al cincilea al secolului al XX-lea au demonstrat pe de altă parte faptul că de la nivelul stratelor extreme ale atmosferei se pierd continuu vapori de apă şi gaze. Apa este descompusă sub acţiunea radiaţiei ultraviolete solare în hidrogen şi oxigen. Primul gaz, cu moleculă mai mică, se risipeşte în spaţiul sideral, al doilea, mai greu, este parţial reţinut în atmosferă. Sistemele închise prezintă schimburi de masă cu Universul; astfel se comportă nu numai planetele, dar şi sistemele solare sau galaxiile. Deci *un sistem închis nu trebuie înţeles ca exclusiv, ci predominant bazat pe relaţii energetice cu mediul ambiant.* De remarcat că, organizarea şi funcţionarea sistemelor biologice de orice fel identificate pînă acum pe planeta noastră, nu este compatibilă cu un schimb predominant energetic, încît formaţiunile vii nu se pot încadra în clasa sistemelor închise.

Scanned with OKEN Scanner

2. *Sistemele deschise** se caracterizează prin schimburi echilibrate de masă şi energie cu mediul înconjurător. Din această clasă un grup special, cel al sistemelor deschise cu autoreglare, include şi cazul formaţiunilor biologice de orice fel cunoscut pînă astăzi. Sistemelor cu autoreglare le este specific faptul că, pe lîngă schimburile continui de materie (masă şi energie) cu mediul înconjurător, posedă mecanisme eficiente de control care le împiedică distrucţia şi le menţin la un nivel de funcţionare optim. Influenţa, mai mult sau mai puţin brutală a mediului, prin preluări sau cedări de materie şi energie, este astfel contracarată. Astfel de schimburi se pot exemplifica prin analiza unui sistem alcătuit din indivizii unor specii diferite, de plante şi animale, care trăiesc în acelaşi loc şi în condiţii similare. Un astfel de sistem a primit numele de *biocenoză*, dat în 1877 de către biologul german Karl Möbius şi provine de la cuvintele greceşti *bios*=viaţă şi *koinosis*=a avea ceva în comun.

Care este esenţa acestei descoperiri? Möbius, interesat de biologia stridiilor de pe ţărmul nordic german, constată că: „teritoriul unui banc de stridii nu este locuit numai de către stridii, ci şi de alte animale". De un număr incomensurabil de ori biologii au ajuns la ideea că pe acelaşi teritoriu nu trăieşte exclusiv o singură specie de plante sau animale. Acest lucru este evident şi pentru nespecialişti. Turistul care străbate o pădure de stejar ştie că va întîlni şi alte specii de arbori şi o sumedenie de plante ierboase. La fel dacă ne referim la animale. Deci ideea în sine pare prea simplă ca să mai poată reprezenta ceva nou. Şi totuşi... Möbius, după ce face inventarul tuturor speciilor de animale întîlnite în bancul de stridii, îşi dă seama că fiecare îndeplineşte un anumit rol în economia acestei asocieri. Ba mai mult, lor li se adaugă un număr de plante, fie trăind fixate pe sediment şi etalîndu-şi unduitor tulpini şi frunze (ca *Zostera*), fie forme microscopice de alge plutind la întîmplare în apa mării. Fără plante nu pot exista nici animalele, dar despre aceasta se va vorbi

* Sistemele deschise se împart în două mari categorii: cu autoreglare şi fără autoreglare.

Scanned with OKEN Scanner

în capitolul referitor la „Circulaţia substanţelor şi transferul energetic în natură". Toate aceste plante şi animale care trăiesc împreună în teritoriul respectiv formează un sistem biologic care are o stabilitate specifică. Astfel, Möbius constată, pe de o parte că în biocenoza studiată se pot identifica numai anumite specii, pe de altă parte că numărul indivizilor care le reprezintă variază între limite caracteristice şi nu la întîmplare. Dar să revenim la întrebarea iniţială, privind schimburile ce pot avea loc între biocenoză şi sistemele biologice similare din vecinătate.

Plantele sînt transportate, în general, pasiv între teritoriul biocenozei şi cel al altor biocenoze. Curenţii acvatici poartă algele microscopice ca şi părţi din plante mai mari pe distanţe suficient de lungi. Odată cu aceste mase de apă sînt vehiculate şi nenumărate animale: crustacei microscopici, larve de melci şi scoici. O serie de animale mari se deplasează activ, aşa cum sînt peştii sau crustaceii mari. Deci există schimburi materiale foarte numeroase între biocenoza analizată şi alte biocenoze.

Ne putem întreba dacă între biocenoze există şi schimburi energetice? Importul principal de energie se realizează prin captarea de către plante a radiaţiilor solare şi sinteza de substanţă organică. Plantele sînt mîncate de animale şi astfel energia pe care au recepţionat-o de la soare circulă în întreaga biocenoză. Importul şi exportul de energie către şi din sistemul analizat se realizează apoi prin însăşi deplasările pasive şi active ale organismelor dincolo de limitele biocenozei. Fiecare organism include în masa substanţelor din care este alcătuit o cantitate de energie sub formă chimică.

Desigur că în deceniul al şaptelea al secolului trecut, cînd Möbius şi-a publicat studiul prin care definea biocenoza, el nu şi-a imaginat-o ca pe un sistem capabil de schimburi de materie şi energie. Actualmente însă, noţiunea de biocenoză a căpătat astfel de înţelesuri, mai profunde, biologii ştiind că este de fapt un sistem deschis cu autoreglare similară maşinilor cibernetice. În afara sistemelor închise şi deschise mintea umană a reuşit să imagineze şi o a treia

Scanned with OKEN Scanner

clasă, neidentificată încă în natură: cea a *sistemelor izolate*.

Acestea se caracterizează prin lipsa schimburilor de materie (masă şi energie) cu mediul lor de existenţă, fiind mai mult sau mai puţin, pînă acum, rezultatul ingeniozităţii tehnice a omului. Apare clar faptul că problema esenţială a realizării unor astfel de sisteme a constat în izolarea eficientă a energiei, masa fiind mai uşor de păstrat intactă. Această idee trebuie luată cu îngăduinţă; un fizician ar surîde dacă ar citi cele scrise fiind cunoscută din fizică relaţia dată de Einstein între cele două realităţi fundamentale ale materiei ($E=Mc^2$; E — energia, M — masa, c — viteza luminii).

Pentru exemplificarea sistemelor izolate vom cita cazul unui termos cu un lichid menţinut la o temperatură diferită de a mediului pentru un anumit interval de timp. Practic numai în cadrul acestui interval se poate considera termosul ca un sistem izolat. Este lesne de înţeles că pentru o etapă mai lungă de timp, inerent, un sistem izolat, dacă există, va fi antrenat în schimburile de masă şi energie ale materiei care este departe de a fi statică.

Scanned with OKEN Scanner

II. DIVERSITATEA SISTEMELOR BIOLOGICE

Dacă ne referim exclusiv la sistemele biologice, vom constata că acestea includ o întreagă diversitate de forme. Studiind un țesut la microscop cercetătorul observă celule, iar în interiorul acestora organite. Biochimistul, cu mijloace proprii, identifică o serie de substanțe organice cu o structură complexă, așa cum ar fi proteinele sau acizii nucleici. Cu o tehnică adecvată se ajunge la concluzia că aceste substanțe macromoleculare sînt alcătuite din substanțe mai simple, și așa mai departe. Deci, la o analiză amănunțită, *celula apare ca un sistem biologic foarte complicat*. În afara ei se pot descoperi însă și alte formațiuni biologice a căror complicație este mai vizibilă așa cum sînt organismele pluricelulare sau grupările de organisme. Biosfera este la rîndul ei un imens sistem viu. Care poate fi firul conducător în gruparea tuturor acestor sisteme biologice atît de diferite?

Rezumînd în cîteva cuvinte diversitatea de concepții care s-au manifestat, se poate spune că au existat două căi de rezolvare a problemei clasificării sistemelor vii.

O primă modalitate în acest sens a constituit-o alcătuirea unor serii de sisteme de la celule sau formațiuni infracelulare pînă la biosferă, încercînd să se surprindă întreaga diversitate posibilă de manifestare a vieții. Schematic prezentăm mai jos o astfel de succesiune:

celulă → țesut → organ → organism → specie → biocenoză → biosferă.

Ideea esențială a unei astfel de grupări este că sistemele mai complexe le includ pe cele mai simple.

Biologii au observat însă repede că o astfel de succesiune liniară nu este reală. De exemplu la speciile de plante și animale inferioare individul este reprezentat printr-o celulă în timp ce la celelalte este pluricelular. A apărut astfel ideea că există sisteme echivalente, dar cu diferite grade de evoluție în ceea ce privește complexitatea lor. Astfel de grupe de sisteme echivalente și în același timp universale formează *nivele de organizare*. Deci ideea grupării formațiunilor biologice a reprezentat a doua modalitate de rezolvare a problemei.

Un nivel de organizare a materiei vii nu este desemnat numai de *echivalența* cîtorva sisteme cu grade diferite de complexitate, ci posedă și o a doua trăsătură obligatorie: *universalitatea* sa. Ne putem întreba de exemplu: celula este o formațiune universală prin care se manifestă viața? Pînă nu demult se răspundea afirmativ. Dar odată cu descoperirea virusurilor s-a ajuns la concluzia că există și forme precelulare de manifestare a vieții, cu toate că în problema considerării lor drept organisme nu există un acord unanim. Chiar eliminînd virusurile din lumea vie nu putem considera celula drept nivelul inferior de organizare al materiei vii. Nu trebuie neglijat faptul că pe lîngă organismele formate dintr-o singură celulă, există o gamă întreagă de viețuitoare pluricelulare. În acest caz celula este doar o parte componentă mai mult sau mai puțin specializată. Deci, indiferent că ia în considerație un organism unicelular sau pluricelular, cercetătorul are de analizat un element comun: *individul biologic*. Acest sistem viu se dovedește a fi universal, deoarece nu există forme de viață care să nu fie reprezentate prin indivizi. În același timp acesta este și nivelul inferior de organizare al materiei vii pentru că nu există sisteme biologice mai simple decît individul, care să prezinte simultan ambele caractere: de universalitate și echivalență. Celula, ca sistem universal de manifestare al lumii vii, nu este totodată și echivalent, existînd cel puțin două categorii diferite de celule: celula-individ (sau individul monocelular) și celula specializată ca element constituent al individului pluricelular. Din ambele situații reiese într-adevăr faptul că sistemul individual este universal și echivalent în același timp.

Scanned with OKEN Scanner

1. *Nivelul de organizare individual* este extrem de divers din punctul de vedere al complexității sale. Savantul sovietic K. M. Zavadski, în lucrarea sa „Teoria speciei", consideră că există cel puțin cinci trepte de creștere a complexității individului în lumea animală. Forma cea mai evoluată o reprezintă organismul animalelor superioare cu comandă centralizată (neurală și hormonală). Ar urma pe trepte inferioare în mod succesiv: individul pluricelular cu țesuturi și organe diferențiate, individul pluricelular primar, individul colonie și, în sfîrșit, individul monocelular. Această clasificare a sistemelor individuale din punctul de vedere al complexității lor de organizare ar putea să reflecte întreaga diversitate de sisteme dacă ținem seama de două precizări.

a. În primul rînd este foarte dificil de diferențiat treptele intermediare citate, pentru că nu sînt clar delimitate două dintre ele: individul colonie și individul primar. De altfel ipotezele privind apariția organismelor animale pluricelulare consideră că trecerea de la protozoare la animale pluricelulare s-a realizat prin intermediul unor colonii de organisme monocelulare care au evoluat pe linia specializării celulelor componente și realizarea unei integralități tot mai accentuate. Drumul acestei specializări a condus la diferențierea treptată a țesuturilor. Ulterior pe scara evolutivă s-au format organele și sistemele de organe.

Ținînd seama exclusiv de evoluția regnului animal, după stadiul de individ-colonie, reprezentat prin strămoșul ipotetic al pluricelularelor actuale, treapta următoare este formată din organisme cu țesuturi diferențiate, dar fără diferențiere de organe în adevăratul sens al cuvîntului, caz întîlnit la spongieri și celenterate. În ordine evolutivă, grupele de animale începînd cu viermii inferiori sînt reprezentate printr-o organizare individuală caracterizată prin organe diferențiate. Acest stadiu pare a preceda pe cel al individului cu comandă centralizată, deoarece viermii inferiori sînt caracterizați, de exemplu, prin frecvența ridicată a proceselor de regenerare. Deși procese similare se întîlnesc și la alte organisme mai evoluate, capacitatea mare de refacere a corpului din părțile sale componente demonstrează că acestea au o relativă independență.

Scanned with OKEN Scanner

Stadiul ultim cunoscut pînă astăzi în perfecționarea sistemelor individuale, numit convențional: „individ cu comandă centralizată", poate fi ilustrat atît prin grupele de nevertebrate superior organizate (ca de exemplu moluștele și artropodele), cît și prin vertebrate. Acestui stadiu îi este caracteristică nu numai profunda specializare și interdependență a celulelor, țesuturilor și organelor, dar și manifestarea unui proces de concentrare nervoasă și realizarea unui control neuro-endocrin foarte complicat al elementelor constituente. Trebuie însă evitată părerea eronată că această comandă centralizată apare anatomic și fiziologic doar în cadrul acestui stadiu: elementele constituente ale sistemului nervos de exemplu sînt prezente încă de la primele organisme animale pluricelulare, iar între viermi se pot întîlni organisme cu un sistem nervos destul de complicat. Deci în toate aceste stadii se manifestă o perfecționare treptată a comenzii centralizate care însă se manifestă cu maxima ei eficiență doar în ultimul stadiu.

b. A doua precizare, mai mult formală, se referă la faptul că pentru stadiul al doilea, de „individ-colonie", trebuie luate în considerație mai ales coloniile cu integralitate ridicată și cu funcționalitate specifică de sistem cu autoreglare pentru întreaga formație.

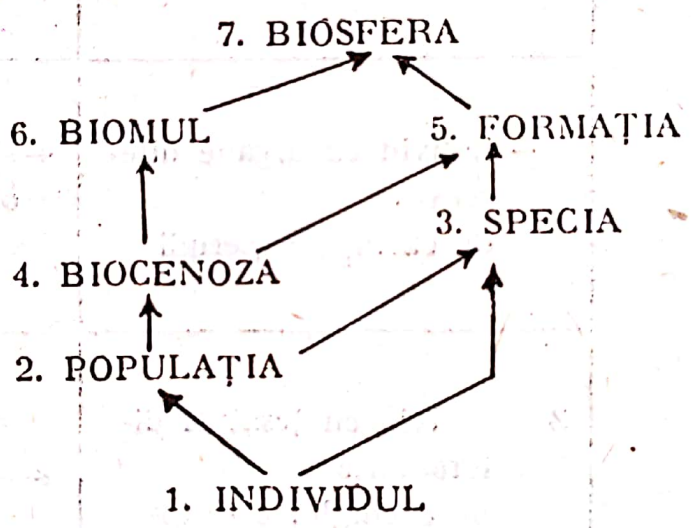
Cu precizările făcute am prezentat schematic în tabelul nr. 1 cele cinci trepte posibile ale creșterii complexității sistemului individual în lumea animală.

Considerînd deci sistemul individual ca nivel de bază al lumii vii, și implicit al regnului animal, să încercăm să precizăm nivelele de organizare superioare. Interesant însă că, superior nivelului individual, în concepția diferiților autori, nu există același nivel unanim acceptat. Unii cercetători, mai ales ecologi (cum ar fi E. Odum), consideră populația ca nivel ulterior de organizare al materiei vii, alții, mai ales teoreticienii biofizicieni (cum ar fi P. Weisz), includ aici specia. În sfîrșit, există și o a treia opinie, care nu precizează sistemul component, considerînd că este vorba de un nivel al populației și speciei în egală măsură, așa cum arată K. M. Zavadski.

Scanned with OKEN Scanner

Dacă analizăm atent părerile expuse observăm că atît populația cît și specia se dovedesc a fi sisteme vii universale și echivalente.

Se pare că divergența de păreri citată reflectă o realitate mult mai complicată decît la prima vedere. Într-adevăr populația este un subsistem al speciei. Pe de altă parte ea este însă, în același timp, un component al altui sistem — al biocenozei. Cele două sisteme superioare populației, și anume specia și biocenoza, sînt distinct diferite în sensul că specia nu este un subsistem al biocenozei fiind caracterizată deobicei printr-un areal mult mai larg. S-ar părea deci că superior nivelului individual am putea surprinde în natură următoarele două șiruri paralele de nivele de organizare care converg în cele din urmă în nivelul ultim — biosfera:



Relațiile dintre nivele sînt indicate prin săgeți de la cel mai simplu către cel în care se integrează ca parte componentă.

Interesant de remarcat faptul că șirul din stînga este format mai ales pe bază de criterii ecologice, în timp ce șirul din dreapta pe criterii biogeografice. Toate nivelele de organizare, indiferent de șirul căruia aparțin, prezintă drept comun caracterul evolutiv fiind unități ale acestui proces în lumea vie a planetei noastre. Fiecare este rezultatul perfecționării prin acțiunea factorilor evolutivi, proces despre care ne vom ocupa în capitolele următoare.

Scanned with OKEN Scanner

Trepte de creştere a complexităţii
regnul animal *(după K. M. Zavadski cu*

Stadiul	Sistemul	Subsis
		f
c. pluricelular	5 — individ cu comandă centralizată de exemplu: vertebratele, artropodele, moluştele	← sisteme de organe
	4 — individ cu organe diferenţiate de exemplu: viermii	← sisteme de organe
	3 — individ cu ţesături diferenţiate de exemplu: celenteratele, spongierii	←
b. tranziţie	2 — individ-colonie	←
a. monocelular	1 — individ monocelular de exemplu: protozoarele	←

Scanned with OKEN Scanner

Tabelul nr. 1.

sistemelor individuale în
modificări și completări)

teme				
e	d	e	b	a
← organe	← țesuturi	← celule	← organite	← macro-molecule
← organe	← țesuturi	← celule	← organite	← macro-molecule
———	← țesuturi	← celule	← organite	← macro-molecule
← ———		← celule	← organite	← macro-molecule
———			← organite	← macro-molecule

Scanned with OKEN Scanner

Sistemele ilustrate de schemă par să fie veritabile nivele de organizare ale materiei vii. Care sînt argumentele ce pledează pentru o astfel de opinie? Analizînd natura de pe planeta noastră cercetătorii au ajuns la concluzia că nu există formaţiune biologică supraindividuală care să nu fie obligatoriu încadrată într-o populaţie făcînd parte dintr-o biocenoză şi o specie, încadrîndu-se într-o formaţiune (corespunzînd unei regiuni biogeografice) şi într-un biom despre care vom vorbi la pag. 28—29. La fel, nu există fiinţă vie aparţinînd planetei care să nu facă parte din biosferă. Cu alte cuvinte toate aceste sisteme sînt universale. Caracterul de echivalenţă este uşor de demonstrat, existînd mai multe populaţii, specii, biocenoze, formaţiuni şi biomuri pe Pămînt comparabile între ele. Numai biosfera este unică, dar ea are o situaţie specială, deoarece omul încă nu a studiat alte planete locuite de organisme vii pentru a-şi da seama dacă totalitatea acestei lumi are o altă structură şi alte funcţionalităţi. Teoretic se pare că nu.

Acestea fiind consideraţiile generale să încercăm să prezentăm pe scurt nivelele de organizare citate. Va fi doar o sumară trecere în revistă, deoarece în capitolele ce urmează va trebui să operăm mult mai intens cu aceste noţiuni şi, desigur, caracterizarea lor va fi mai completă analizîndu-le mai amănunţit.

2. *Populaţia* apare deci în concepţia tuturor autorilor ca nivelul de organizare al materiei vii imediat superior individului. De obicei biologii folosesc termenul de populaţie sau *populaţie locală* pentru a desemna o unitate demografică formată din indivizii unei singure specii caracterizată printr-un anumit teritoriu, şi prin capacitatea de existenţă chiar în condiţii de izolare faţă de restul speciei datorită prezenţei mecanismelor de autoreglare sistemică. Populaţia, fiind o unitate demografică, prezintă o structură complexă formată din grupe de indivizi specializaţi pentru diferite funcţii. Aceste specializări, reprezentînd în fapt adaptări datorate unui lung proces de evoluţie, permit în ansamblul lor menţinerea populaţiei în teritoriul dat pentru un timp indefinit dacă

Scanned with OKEN Scanner

condiţiile în care s-au produs adaptările nu se modifică radical. În cazul unor schimbări puţin importante şi lente, populaţia se comportă ca un sistem cibernetic care învaţă, adică este capabilă să elaboreze noi adaptări şi să se restructureze. Menţinerea unităţii sistemice este datorată la speciile cu sexualitate fenomenului de interîncrucişare individuală. Pe această cale zestrea genetică a indivizilor circulă în întreaga populaţie într-un număr de generaţii rezultînd aproape pentru fiecare individ o informaţie genetică bogată. La speciile care se reproduc asexuat mecanismele realizării unităţii sistemice sînt încă puţin descifrate.

3. *Specia* este, am putea spune, nivelul de organizare al materiei vii superior populaţiei, dar de factură predominant biogeografică faţă de aceasta. Nu vom intra deocamdată în domeniul atît de dificil al definiţiei speciei. Trebuie însă să subliniem că încă din secolul XVIII de la C. Linné, promotorul sistematicii ştiinţifice, specia a fost considerată ca o realitate universal prezentă în lumea vie a planetei noastre, fiind formată dintr-o multitudine de indivizi, asemănători ca morfologie care au capacitatea de-a da naştere unor descendenţi asemănători. Ulterior, la aceste trei criterii (cel vizînd nivelul numeric, cel morfologic şi reproductiv) s-au adăugat altele ca cel biogeografic, ecologic, genetic, etc. Dar despre ele ne vom ocupa în capitolul privind populaţia şi specia.

4. *Biocenoza* reprezintă un alt nivel de organizare format din totalitatea populaţiilor locale, aparţinînd unor specii diferite de microorganisme, plante şi animale, care trăiesc în acelaşi teritoriu şi care funcţionează ca un sistem deschis capabil de autoreglare. Procesul de autoreglare se realizează predominant datorită relaţiilor ecologice dintre părţile componente. Un exemplu sugestiv de biocenoză îl reprezintă totalitatea organismelor ce trăiesc într-un lac de dimensiuni mici. Evident că un lac cu o suprafaţă mare, ca de exemplu Baikalul este format din mai multe biocenoze în funcţie de diversitatea condiţiilor de existenţă pentru organismele ce îl locuiesc.

Scanned with OKEN Scanner

După cum se observă se manifestă relaţii de strînsă interdependenţă între biocenoză şi mediul său abiotic. Din această cauză se consideră că sistemul ecologic real, întîlnit în natură este reprezentat prin *ecosistem*, o unitate sistemică formată din biocenoză şi biotop*. Ecosistemul nu poate fi socotit însă un nivel de organizare al lumii vii, deoarece include ca parte componentă şi mediul abiotic. Este totuşi un sistem universal şi echivalent, putînd fi considerat ca un nivel de organizare al materiei în general (vii şi nevii).

5. *Formaţiunea* este un termen provenit din geobotanică, fiind preluat ulterior în sens mai general (aşa cum recomandă de exemplu şi K. M. Zavadski) ca sistem complex de ansambluri floristice şi faunistice, corespunzînd teritorial unei regiuni biogeografice. De exemplu formaţiunea australiană coincide cu fauna şi flora Australiei şi unui număr mare de insule învecinate sau formaţiunea neotropicală include fauna şi flora Americii latine şi centrale. Formaţiunea apare deci în raport cu regiunea biogeografică similar biocenozei faţă de ecosistem, reprezentînd totalitatea organismelor. Aceste ansambluri mari de plante şi animale alcătuind o formaţiune au luat naştere în decursul unei îndelungi evoluţii geologice în cadrul unui areal continental sau oceanic. Multe specii, din punct de vedere teritorial, se încadrează într-o formaţie, deşi există şi specii cosmopolite întîlnite şi în alte formaţiuni (respectiv regiuni biogeografice).

6. *Biomul* reprezintă un sistem ecologic complex, un fel de biocenoză la scară continentală. El grupează biocenozele similare ca înfăţişare şi care corespund unor condiţii fizico-

* Biotopul reprezintă totalitatea condiţiilor de viaţă ale biocenozei (substrat, factori climatici, chimism etc.). Este considerat, uneori, în mod forţat, ca o componentă exclusiv abiotică a ecosistemului. Însă multe asociaţii de organisme au un biotop parţial sau total biotic; de exemplu perifitonul — totalitatea de organisme microscopice (bacterii, alge şi animale mici) care trăiesc pe plantele macroscopice acvatice. Biotopul unei asociaţii de paraziţi îl formează organismul gazdă.

Scanned with OKEN Scanner

chimice asemănătoare determinate de zonele latitudinale ale planetei. Biomurile terestre se recunosc mai ales datorită plantelor corespunzînd zonărilor fitogeografice majore. De exemplu, pădurea temperată cu frunze căzătoare (*Sylvaea*) reprezintă un biom, avînd caracteristice un număr de specii de plante adaptate la condițiile de temperatură și umiditate specifice, existînd geografic pe un tip caracteristic de sol. În legătură cu plantele adaptate acestor condiții, în pădurile temperate cu frunze căzătoare trăiesc o serie de specii de animale care au evoluat în funcție de complexul de factori pedo-climatici și de componență vegetală.

Între biom și formațiune există o serie de relații interesante. Teritoriul biomului nu îl depășește ca suprafață pe cel al unei formații în general; din contră se poate spune că este chiar mai mic. Dar biomul fiind dependent de zonarea latitudinală se întinde ca un brîu, uneori continuu în jurul Pămîntului fiind înglobat în mai multe formații. Pe de altă parte, dat fiind repetarea în perechi a unor zone de climă deoparte și de alta a ecuatorului spre poli se produce o repetare a aceluiași biom în cele două emisfere cu excepția celui aparținînd păturilor ecuatoriale. În acest fel un biom se poate repeta în cadrul unor formații diferite. Speciile care aparțin unei formații și unei regiuni geografice sînt înlocuite, în general, prin alte specii similare din punctul de vedere al cerințelor și funcțiilor ecologice, fenomen cunoscut sub numele de *echivalență ecologică*. Deci, și la astfel de schimbări funcționalitatea și chiar înfățișarea unui biom nu se schimbă cu toate că se găsește în zone geografice diferite aparținînd unor formații diferite.

Pentru a ilustra aceste relații dintre biom și formație este suficient să menționăm că, după E. Odum, există 10 biomuri și 6 regiuni biogeografice (respectiv un număr similar de formații) în ceea ce privește fauna și flora terestră a Pămîntului.

7. *Biosfera* reprezintă, așa cum s-a mai menționat, nivelul superior al organizării sistemice a lumii vii de pe planeta noastră, incluzînd toate celelalte nivele menționate. Biosfera

este un înveliş superficial al Pămîntului avînd o maximă concentrare în zona de interpătrundere a celorlalte trei sfere geografice: litosfera (învelişul solid), hidrosfera (învelişul lichid) şi atmosfera (învelişul gazos).

Acestea sînt, pe scurt, caracterele esenţiale ale nivelelor de organizare ale lumii vii de pe planeta noastră. Interesant de remarcat că mai bine cunoscute sînt primele, adică: individul, populaţia, specia, biocenoza. Cunoştinţele privind nivelele superioare sînt extrem de controversate; menţionăm de exemplu că ele însele diferă de la un autor la altul. În această situaţie se găsesc formaţia şi biomul; aceste noţiuni, mai ales prima, sînt înţelese foarte diferit în funcţie de autor.

Ţinînd seama de gradul de cunoaştere atins astăzi în ceea ce priveşte organizarea şi evoluţia sistemelor biologice, ne vom ocupa mai pe larg, în cele ce urmează de nivelele inferioare, excluzînd formaţiunea, biomul şi biosfera.

Problemele sistemelor biologice sînt bine reprezentate în literatura românească de specialitate, ele fiind publicate în lucrări aparţinînd lui: N. Botnariuc, E. Nicolau şi C. Bălăceanu etc.

Scanned with OKEN Scanner

III. CARACTERISTICILE DE ORGANIZARE ALE SISTEMELOR BIOLOGICE

Prin intermediul masei şi energiei schimbate cu mediul lor de existenţă, sistemele biologice recepţionează şi transmit *informaţii*. N. Wiener, întemeietorul ciberneticii, defineşte informaţia drept o succesiune discretă sau continuă de evenimente măsurabile, repartizate în timp.

Să considerăm un sistem biologic ca o cutie neagră ai cărei pereţi pentru moment nu ne permit să observăm structurile interioare care transformă informaţiile primite din mediu. Vom remarca însă că sistemul primeşte o serie de informaţii care se pot măsura, reprezentînd în totalitate *mărimea de intrare* (i). Ea este prelucrată în sistem fiind transformată într-o *mărime de ieşire* (e). Indiferent de complexitatea sa, orice sistem biologic poate fi caracterizat prin *funcţia de transformare* reprezentînd modificările pe care le poate produce asupra mărimii de intrare din care rezultă în acest fel mărimea de ieşire.

Se poate deci considera că orice sistem deschis este caracterizat din punct de vedere cibernetic prin două mărimi (mărimea de intrare şi de ieşire) şi prin funcţia de transformare care permite înţelegerea acţiunii sale globale. Pentru orice observator al naturii este foarte clar că mărimea de ieşire a sistemelor biologice este extrem de diferită de mărimea de intrare, iar funcţia de transformare este foarte complicată. În rare cazuri mărimea de ieşire este o modificare proporţională a celei de intrare şi numai o analiză superficială poate conduce la astfel de aproximări. Ne putem gîndi la un caz foarte simplu pentru a ilustra această idee şi anume la o populaţie de organisme din aceeaşi specie crescută izo-

lat de alte populaţii în condiţii de laborator. Ne-am putea aştepta ca într-o cultură de drojdii din specia *Saccharomyces cerevisiae*, care transformă un substrat glucidic în alcool, să se obţină cantităţi tot mai mari de alcool, dacă se oferă drojdiei mai multă hrană specifică. Pînă la un punct ideea se verifică. Dar apoi survin tot mai accentuat modificări ale culturii care produce din ce în ce mai puţin alcool. Acest fapt este datorat creşterii densităţii organismelor peste valoarea optimă, intoxicării lor cu produsele de dezasimilaţie care se acumulează etc. Funcţia de transformare a sistemului citat se dovedeşte deci a nu modifica proporţional mărimea de intrare în mărimea de ieşire.

O serie de sisteme biologice includ doar transferul informaţiei de la recepţie pînă la elaborarea mărimii de ieşire. Acest drum reprezintă *conexiunea directă*. Sistemele care includ numai conexiuni directe sînt deschise fără autoreglare fiind cunoscute în cibernetică sub numele de sisteme de comandă. Ele formează doar componente ale sistemelor biologice şi nu funcţionează independent fiind integrate în structuri mai complexe. De exemplu neuronul motor împreună cu fibra musculară pe care o excită se poate considera că alcătuiesc un astfel de automat de comandă.

Sistemele de comandă sînt compuse, în general, din două elemente fundamentale corelate unidirecţional.

1. Primul este reprezentat de *dispozitivul automat* asupra căruia acţionează mărimea de intrare. Acesta transformă informaţia primită într-o mărime de execuţie. În exemplul citat mai sus dispozitivul automat este neuronul, iar mărimea de execuţie este reprezentată prin mediatorul chimic al excitaţiei (acetilcolina) secretat la nivelul sinapsei neuromusculare.

2. Al doilea component este reprezentat de *elementul automatizat* sau *efectorul* asupra lui acţionînd informaţia cuprinsă în mărimea de execuţie aceasta fiind transformată în mărime de ieşire. Pachetele de acetilcolină modifică caracteristicile membranei postsinaptice, aparţinînd fibrei

Scanned with OKEN Scanner

musculare. Rezultatul final al acestei acţiuni îl formează contracţia musculară care este concretizarea mărimii de ieşire.

Se observă deci că într-un automat de comandă informaţia parcurge drumul într-un singur sens trecînd prin elementele componente. Odată elaborată mărimea de ieşire, sistemul nu mai este informat asupra efectului ei neavînd capacitatea de a o corecta printr-o nouă acţiune.

Sistemele biologice, luate integral, sînt capabile însă de a-şi corecta propria activitate, adică manifestă capacitatea de autoreglare. Ea este datorată unui al doilea drum al informaţiei, în sensul opus conexiunii directe legînd elementul automatizat de dispozitivul automat. Acest parcurs suplimentar al informaţiei este cunoscut sub numele de *conexiune inversă* (sau *feed-back*), numele indicînd reîntoarcerea la nivelul primului element al sistemului a informaţiei elaborate reprezentînd mărimea de ieşire.

Conexiunea inversă nu se realizează printr-o legătură directă între cele două formaţiuni ale sistemului. Dacă ea s-ar materializa exclusiv printr-o astfel de relaţie, informaţia revenită la nivelul dispozitivului automat ar acţiona ca o nouă mărime de intrare declanşînd întregul şir de transformări. În exemplul dispozitivului neuromuscular efectul ar fi o nouă contracţie care numai întîmplător ar putea corespunde cu cerinţele contractile pe care le impune organismul fibrelor musculare solicitate. Nu am asista la o corectare a efectului anterior (mărimii de ieşire), ci la o acţiune independentă de prima. Pentru autoreglare se impune astfel ideea ca pe parcursul conexiunii inverse să existe două dispozitive. Primul fiind un *element de măsurare* are funcţia de înregistrare cantitativă a mărimii de ieşire. Cel de-al doilea, un *comparator*, are o funcţionalitate mai complexă. Direct sau indirect în el se intersectează două categorii de informaţii: cea transmisă de elementul de măsură, oglindind mărimea de ieşire şi cea nouă, recepţionată din mediu, formînd mărimea de intrare. Cele două mărimi sînt comparate, adică practic se înregistrează diferenţele. Ele formează informaţia transmisă de comparator dispozitivului automat fiind denumită *mărime de acţiune*.

Scanned with OKEN Scanner

În cazul unui sistem populațional vom descoperi elemente similare necesare realizării conexiunii inverse a informației. Dacă ne referim la autoreglarea numerică prin intermediul hranei, mărimea de intrare va fi reprezentată de cantitatea de hrană, iar mărimea de ieșire de cerința de hrană a populației. Am arătat anterior că aceasta din urmă nu variază direct proporțional cu prima. Faptul se datorește intervenției unei serii de alte categorii de informații din mediu (celelalte condiții de existență), care modifică mărimea de ieșire, cît și modificării sistemului (crește sau scade numărul indivizilor populației) ceea ce se repercutează în cerințele sale de hrană. Deci unitatea de măsură a mărimii de ieșire este reprezentată de noul nivel numeric atins. Un nivel mai ridicat decît cel de saturație va micșora cantitatea de hrană disponibilă, iar unul mai scăzut o va spori. Comparatorul este realizat prin fiecare individ în parte care, în conformitate cu zestrea ereditară pe care o posedă (memoria genetică) și cu stadiul de dezvoltare în care se află, se va putea sau nu matura și înmulți în noile condiții. Dispozitivul automat al sistemului populațional va acționa deci ca un sumator al maturizărilor individuale declanșînd pentru partea respectivă din populație reproducerea și realizarea unui nou nivel numeric în funcție de condițiile oferite de mediu. Este evident faptul că procesul autoreglării numerice populaționale impune o analiză mai amănunțită a mecanismelor componente. Unele aspecte sînt prezentate în capitolul 8 special dedicat acestei probleme.

Sistemele care posedă dubla conexiune (directă și indirectă), prin care se realizează un circuit complet al informației sînt numite în cibernetică *sisteme de reglaj* sau *servomecanisme.*

Un exemplu interesant de servomecanism îl întîlnim la sistemele de reglaj a mișcărilor elementare ale organismului (fig. 1 **a**), Elementul automatizat al sistemului îl reprezintă mușchii scheletici (somatici). Contracția sau relaxarea lor conduce la realizarea unor mișcări foarte diferite ale membrelor, trunchiului și capului. Mușchii sînt acționați de neuronii motori care formează dispozitivul automat. Mărimea de

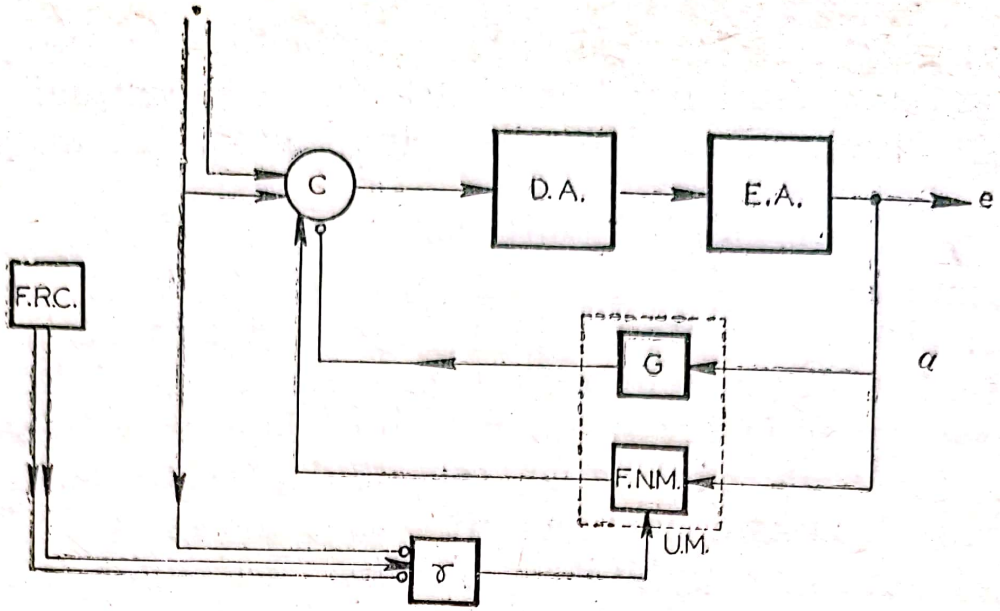
Scanned with OKEN Scanner

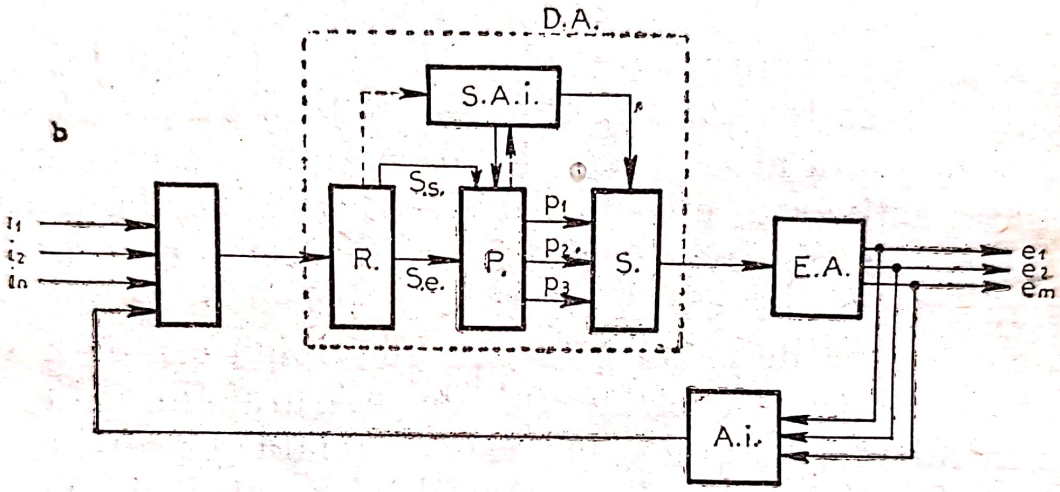
intrare este dată de influxul nervos cortical care se produce în zona motoare din lobul frontal. El ajunge la neuronii care inervează fibrele musculare, prin intermediul căilor piramidale.

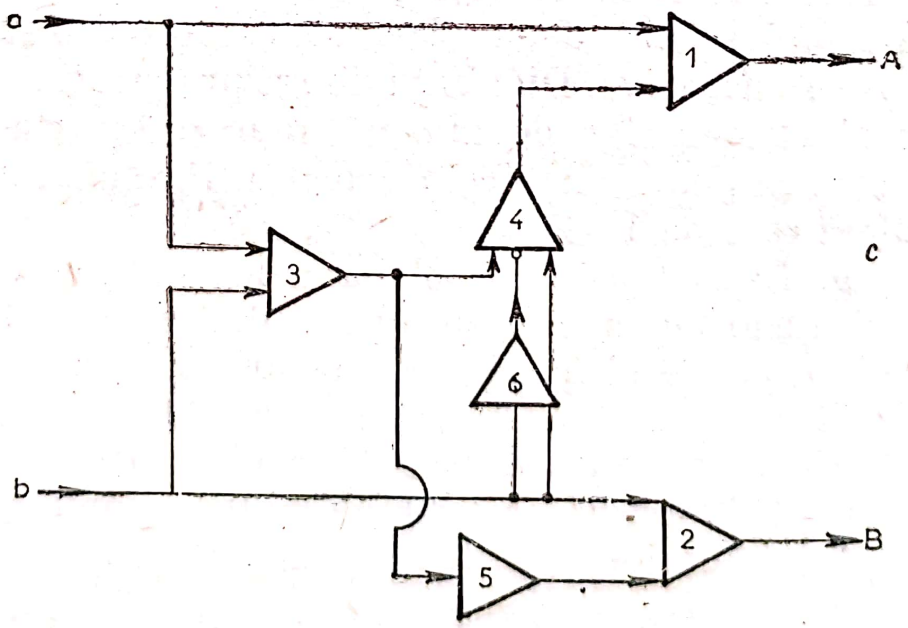
Prin contracţia musculaturii scheletice se înregistrează o modificare care este înregistrată prin două dispozitive de măsurare: mecanoreceptorii din tendoane şi fusurile neuromusculare. Primii sînt reprezentaţi prin corpusculi Golgi care înregistrează practic tensiunea mecanică la care este supus tendonul în urma contracţiei muşchiului scheletic. Dacă tensionarea depăşeşte un anumit prag, corpusculii Golgi acţionează în sens inhibitor asupra neuronilor motori oprind realizarea unei contracţii suplimentare a muşchilor.

Fusurile neuromusculare sînt dispuse în muşchi sesizînd modificarea tensiunii la care sînt supuşi aceştia în urma contracţiei. Odată atins pragul lor de acţiune, fusurile neuromusculare activează motoneuronii contribuind la mărirea contracţiei. Se observă deci că există două categorii de *conexiuni inverse* în cazul citat: una *negativă* (inhibitorie) avînd ca element de măsură corpusculii Golgi, cea de-a doua *pozitivă* (excitatoare), elementul de măsură fiind fusurile neuromusculare. Acţiunea lor este corelată permiţînd corecţia contracţiei musculare. Astfel elementul de măsură de pe traiectul conexiunii inverse pozitive are un prag de acţiune mult mai scăzut decît elementul corespunzător al conexiunii inverse negative. Diferenţa dintre pragul stimulator şi inhibitor al elementelor de măsură reprezintă domeniul valorilor în care se poate manifesta corecţia. Pragul fusurilor neuromusculare este de 1—2 g, iar cel al corpusculilor Golgi de 100—200 g. La o tensionare slabă a musculaturii, care atinge pragul fusurilor neuromusculare, dar este ineficace pentru organism, aceste elemente de măsură acţionează excitînd neuronii motori pînă la obţinerea efectului cerut. Dacă însă se atinge pragul corpusculilor Golgi, intră în acţiune acest element de măsură. El inhibă motoneuronii oprind creşterea efectului tensionării, care ar suprasolicita şi eventual distruge sistemul.

Scanned with OKEN Scanner


C
D.A.
E.A.
e
F.R.C.
G
F.N.M.
U.M.
γ
a


D.A.
S.A.i.
b
Ss.
R.
Se.
P.
P1
P2
P3
S.
E.A.
e1
e2
em
A.i.


a
1
A
4
3
c
6
b
2
B
5

Ambele elemente de măsură transmit informația unui comparator. Acesta este reprezentat de membrana motoneuronilor. Corpusculii Golgi realizează cu motoneuronii un dispozitiv de tipul sinapsei inhibitorii în timp ce fusurile neuromusculare alcătuiesc cu neuronii motori un dispozitiv de tipul sinapsei excitatorii.

Pentru sinapsele excitatorii mediatorul chimic este acetilcolina (ACH). Eliberată, ea acționează asupra membranei postsinaptice producînd un fenomen de depolarizare electrică. Combinația chimică pe care o realizează acetilcolina cu proteina substratului schimbă practic permeabilitatea membranei postsinaptice înregistrîndu-se un ritm diferit de migrație a ionilor prin membrană. Din punct de vedere electric, la exteriorul membranei se realizează astfel un potențial negativ, iar în interior unul pozitiv inversîndu-se situația față de starea de repaus. Se înregistrează astfel un potențial de acțiune caracteristic excitației.

În stare de repaus membrana este încărcată electric pozitiv la exterior și negativ la interior, manifestîndu-se un potențial de repaus. Pentru sinapsele inhibitorii mediatorul chimic (acidul gamma aminobutoric) modifică permeabilitatea membranei postsinaptice prin creșterea încărcării electrice pozitive la exterior. Acest fenomen este cunoscut sub numele de hiperpolarizare.

←Fig. 1. — Scheme bloc de comportament sistemic: **a** — servomecanismul de reglare a mobilității elementare; **b** — servomecanism autoinstruibil; **c** — dispozitivul automat al reflexului condiționat; A.I. — aferentația inversă; C — comparator; D.A. — dispozitiv automat; e — mărime de ieșire; E.A. — element automatizat; F.N.M. — fusuri neuromusculare; F.R.C. — formațiunea reticulată și cerebel; G — corpusculi Golgi; I — receptor; I (I_1—I_n) — mărime (mărimi) de intrare; P — stoc de programe (memorare); p_1—p_3 — programe; R — dispozitiv de recunoaștere; S — selector; S.A.I. — sistem adaptativ instruibil; S.e — semnal evocator; S_s — semnal de sensibilizare; U.M. — unitate de măsurare; γ — neuroni gamma ai fusurilor neuromusculare; *a*, *b* — stimuli specifici; A, B — răspunsuri specifice; 1—6 — neuroni. Săgeata indică sinapsă excitatoare iar cercul sinapsă inhibatoare (după E. Nicolau și C. Bălăceanu, 1967).

Scanned with OKEN Scanner

În ambele cazuri diferența de potențial se propagă la suprafața membranei, sub forma unor curenți. Membrana neuronilor motori este deci comparatorul acționînd prin însumarea algebrică a diferențelor de potențial. Se înțelege deci de ce în cazul în care se acționează ambele mecanisme ale conexiunii inverse (cel negativ și cel pozitiv) mărimea de ieșire, în cazul servomecanismului neuromuscular, se concretizează mai mult sau mai puțin printr-o stare de repaus a fibrelor musculare.

Din exemplul citat rezultă deci faptul că există două modalități de manifestare a autoreglării servomecanismelor pe calea conexiunii inverse. În cazul conexiunilor inverse negative, mărimea de ieșire din sistem este corectată prin reducerea valorii ei, iar în cazul conexiunii inverse pozitive ea este amplificată. Sistemele biologice, de cele mai multe ori, posedă ambele tipuri de conexiune inversă realizînd prin acțiunea lor antagonistă stări de echilibru. Populațiile animale și vegetale își reglează de exemplu nivelul numeric în funcție de disponibilitățile mediului lor de viață. Mecanismul conexiunii inverse pozitive este reprezentat prin posibilitățile fiecărui organism reproducător de a da naștere la o descendență mai numeroasă decît o permit condițiile de mediu. Acestea din urmă acționează însă ca un mecanism al conexiunii inverse negative, limitînd dezvoltarea numerică a populației prin impunerea unor valori specifice în ceea ce privește disponibiliul de hrană și spațiu.

Mecanismul conexiunii inverse este deci fundamentul pentru autoreglarea sistemică. El se bazează pe un dublu efect: înregistrarea mărimii de ieșire și compararea acesteia cu mărimea de intrare în sistem.

Din exemplele analizate în rîndurile de mai sus ar rezulta că servomecanismele biologice sînt formate din dispozitivul automat, efector și elementele conexiunii inverse iar, toate dispozitivele citate se află în legătură prin cele două tipuri de conexiuni. Dar descrierea făcută în acest fel este incompletă. Pentru cele mai multe sisteme biologice există dispozitive speciale, adaptate pentru recepția mărimii de intrare cunoscute sub numele de *receptori*. Analizînd din acest punct de vedere servomecanismele biologice se constată

Scanned with OKEN Scanner

că unitățile de măsură (primul element al conexiunii inverse) sînt de fapt receptori specializați. Dacă comparatorul este situat la nivelul dispozitivului automat (ca membrana neuronului motor din exemplul anterior), acest al doilea element al conexiunii inverse va fi integrat în dispozitivul automat. Grupînd astfel elementele componente ale unui servomecanism se vor evidenția trei categorii de dispozitive: receptoare, automate (sau modulatoare) și efectoare (sau automatizate).

Exemplele cele mai elocvente de comportament sistemic implicînd cele trei categorii de dispozitive și cele două tipuri de conexiuni pot fi găsite în activitatea reflexă. Arcul reflex reprezintă conexiunea directă în care exteroceptorii sînt receptori, centrii nervoși corespunzători sînt dispozitive automate, iar mușchii somatici, efectori. Proprioceptorii, forme specializate de receptori, acționează ca unități de măsură a mărimii de ieșire în cazul unor reflexe elementare privind poziția organismului. Însăși exteroceptorii pot participa la stabilirea conexiunii inverse în cazul unei mișcări voluntare. În cazul organismului uman participă deci un complex de servomecanisme cu dispozitive automate nervoase situate la diferite etaje. Se poate înțelege deci complicarea structurală a organismului uman pentru care există un număr mare de servomecanisme implicate. Corelarea acțiunii lor a implicat prezența unor etaje superioare nervoase, localizate în encefal, care permit funcționarea paralelă și concordantă a grupurilor de servomecanisme specializate pentru realizarea diferitelor reglaje, permițînd astfel o integrare fină a părților organismului și a acestuia în mediu.

De fapt, caracteristicile citate sînt prezente la toate organismele evoluate ale regnului animal și nu sînt exclusive omului. Se poate afirma chiar faptul că tuturor acestor organisme, ca sisteme biologice, le este caracteristic nu numai un comportament înnăscut, ci și un comportament învățat (fig. 1 b).

O noțiune extrem de importantă pentru înțelegerea funcționării oricărui servomecanism o reprezintă *programul*.

Scanned with OKEN Scanner

Succint el poate fi definit ca un algoritm sau succesiune de operații pe care le are de îndeplinit sistemul pentru a realiza mărimea de ieșire. Importante sînt deci nu operațiile, fiecare în parte, ci ordinea efectuării lor. Pentru ilustrare, vom analiza mecanismul de principiu al reflexului condiționat. El constă din elaborarea unei mărimi de ieșire datorate unui efector care nu este stimulat direct prin excitarea receptorului corespunzător.

Reflexul condiționat se poate realiza prin participarea unei rețele simple de neuroni în care să existe două căi de transmitere a informației către efectori diferiți și o modalitate de interconectare a lor la nivelul dispozitivului automat de felul celei citate în fig. 1 c. Programul realizării unui astfel de reflex cuprinde două faze: elaborarea și întreținerea reflexului.

În faza de elaborare sînt excitați ambii receptori. Stimulii se transmit pe cele două căi la neuronii 1 și 2 care, prin acțiunea lor asupra efectorilor, produc efectele A și B. Aplicarea simultană a celor doi stimuli excită însă și neuronul intermediar 3. Informația se propagă de la acesta la neuronul 4, care se caracterizează prin reducerea pragului de excitabilitate după repetarea de un număr de ori, a excitantului. Sensibilizat în acest fel el este capabil să excite neuronul 1.

În faza de menținere a reflexului condiționat se poate produce efectul A prin aplicarea stimulului nespecific b, datorită căii stabilite prin intermediul neuronului 4. Pentru ca reflexul să se mențină este însă necesar ca după un interval caracteristic de aplicare exclusivă a stimulului 6 să se aplice ambii stimuli simultan. Aplicarea numai a stimulului b excită neuronul 6 care inhibă neuronul 3 ridicîndu-i astfel treptat pragul de excitabilitate.

Noțiunea de program este însă globală pentru că, pe de o parte fiecare sistem biologic posedă de fapt seturi de programe, pe de alta trei categorii de programe de nivele diferite. Setul de *programe proprii* sau „pentru sine" asigură autoconservarea sistemului. Acestea implică o serie de *programe inferioare* aparținînd sistemelor subordonate. Ele sînt

Scanned with OKEN Scanner

integrate şi coordonate de către programul propriu. La rîndul lor, acestea sînt parte componentă a unui *program superior* aparţinînd sistemului care îl înglobează pe cel de referinţă ca element subordonat.

Alături de aspectele citate, un rol important în definirea unui sistem îl joacă şi *caracteristicile sale energetice*. Funcţionarea oricărui sistem biologic se realizează prin consum de energie. Aceasta este definită drept capacitatea sistemului de a desfăşura un lucru mecanic. Astfel lucrul mecanic, respectiv deplasarea unui obiect pe o anumită distanţă, permite măsurarea cantităţii de energie.

Toate sistemele, de orice tip, inclusiv cele biologice, se supun celor două principii ale termodinamicii cunoscute de la fizică. Primul, cel al *echivalenţei*, este formulat astfel: suma cantităţilor de energie care se transformă este egală cu suma cantităţilor de energie rezultate din acest proces. Prin acest principiu se demonstrează conservarea energiei, cu alte cuvinte faptul că ea nu se poate crea din nimic şi nici nu se poate pierde fără a fi consumată într-un proces fizic, chimic sau biologic.

Principiul *entropiei* sau al lui Carnot este cel de-al doilea al termodinamicii avînd următorul enunţ: orice transformare de energie se soldează obligatoriu cu obţinerea de căldură (energie termică) care este pierdută ireversibil pentru sistem. Treptat, prin astfel de pierderi repetate, orice sistem tinde către starea de echilibru termodinamic în care întreaga sa cantitate de energie se transformă în căldură care nu mai permite alte transformări. Această stare este caracterizată prin maximum de entropie fizică.

Cele două principii ale termodinamicii se aplică în egală măsură tuturor sistemelor, inclusiv cele biologice. În ceea ce priveşte al doilea principiu, se constată însă că aceste sisteme nu tind către o maximă stare entropică, ci prezintă falsa aparenţă a unei tendinţe antientropice. Bineînţeles însă că energia nu se poate crea din nimic. De fapt sistemele biologice îşi păstrează structura energetică pe calea unor procese fizico-chimice normale de preluare a energiei necesare din mediul înconjurător şi de sărăcire a lui din acest

Scanned with OKEN Scanner

punct de vedere. Adică calea antientropică este de fapt realizată printr-o reechilibrare energetică pe seama altor sisteme. Astfel, întreaga evoluţie biologică a însemnat găsirea unor astfel de soluţii „antientropice“ tot mai rafinate şi eficiente.

Cunoscînd acum caracteristicile esenţiale ale sistemelor biologice, este posibil să trecem în continuare la analiza specificului funcţionării lor.

Scanned with OKEN Scanner

EXEMPLIFICĂRI DE FUNCȚIONALITATE SISTEMICĂ ÎN LUMEA VIE

IV. CARACTERISTICI GENERALE

Specificul organizării sistemelor biologice face ca în cursul funcționării lor, indiferent de tipul de referință — individ, populație, biocenoză, etc. —, să se manifeste trei trăsături caracteristice: (1) integralitatea, (2) echilibrul dinamic și (3) autoreglarea.

1. După K. M. Zavadski, gradul de *integralitate* al unui sistem depinde de două categorii de elemente:

— profunzimea și multilateralitatea diferențierii părților;

— gradul de dependență al părților între ele și față de întreg.

Ambele fenomene sînt corelate și exprimă dispariția capacității părților de a exista independent în natură după ce au fost extrase din sistem. Integralitatea unui sistem biologic reflectă deci gradul de acțiune coordonată și dependentă a părților sale, încît aceasta apare ca efectuată de un element unitar, de o singură entitate. Specializarea funcțională a unei celule atrage după sine imposibilitatea existenței ei în mod independent. Celula nervoasă, neuronul uman, prin specializarea sa necesită condiții de viață întreținute riguros la un anumit nivel privind oxigenul, substanțele nutritive, temperatura, componența substanțelor minerale din mediul intern. În raport cu aceasta, celula nespecializată a unui protozoar liber este mult mai modestă ca cerințe exprimînd tocmai diferența între integrare și existență independentă. Rezultă deci că funcționarea subsistemelor specializate este subordonată legilor generale ale ansamblului din care fac parte. Deși acestea au programe proprii, toate sînt

Scanned with OKEN Scanner

subordonate programului superior al sistemului, care are rolul de coordonator al fiecăruia în parte.

În cursul evoluţiei lumii vii pe Pămînt, integralitatea s-a extins treptat de la nivelele inferioare de organizare spre cele superioare; ultimele fiind integrate mai tîrziu prezintă o perfecţionare mai redusă a procesului. În acest fel am putea considera că sistemele de nivel individual cu cel mai înalt grad de integralitate şi cu vechimea cea mai mare au premers celelalte nivele de organizare ale lumii vii care de altfel au aceeaşi caracteristică mult mai puţin exprimată. Este deci posibil ca, datorită organizării specifice pe care o implică integralitatea, biosfera, ca sistem viu să se fi constituit ultima. Desigur că pînă în acel moment, greu de precizat din punct de vedere geologic, planeta noastră pulsa de viaţă; existau indivizi, se declanşase de asemenea procesul divergenţei evolutive prin existenţa de specii diferite. Dar specializările realizate nu au dus la formarea unor dependenţe zonale atît de puternice încît toate organismele existente pe planetă să fie încadrate într-un sistem unitar, cu anumite reguli privind structura sa ca de exemplu distribuţia geografică a formelor. Este posibil deci ca biosfera iniţială să fi fost un ansamblu de sisteme biologice care s-au integrat treptat, ulterior ajungînd să funcţioneze unitar.

Principiul structurării treptate a lumii vii prin integrare în sisteme de nivele tot mai ridicate ca organizare, este demonstrat de o serie de probe dovedind evoluţia fenomenului integralităţii. Una dintre cele mai cunoscute priveşte sistemul individual la care se pot constata importante perfecţionări din acest punct de vedere. Este, ceea ce am putea numi evoluţia filogenetică a integralităţii sistemului individual. Un exemplu binecunoscut poate fi urmărit în cadrul grupului de plante unicelulare al Volvocalelor. Acestea sînt nişte alge verzi, coloniale, la care se cunosc mai multe specii cu o complexitate diferită ca structură. Celulele componente ale coloniei se caracterizează prin prezenţa unor organite de mişcare (doi flageli), iar în citoplasmă, pe lîngă nucleu şi vacuole se poate pune în evidenţă un organit sensibil la lumină (o pată roşie, fotosensibilă, cunoscută sub numele de stigmă)

Scanned with OKEN Scanner

și un organit capabil de fotosinteză (un cromatofor). La coloniile mai simple, cu un număr mic de celule integralitatea este mai scăzută, ca de exemplu la genul *Gonium*. La acesta nu se evidențiază specializări celulare, singura legătură între elementele componente ale coloniei fiind reprezentată prin substanța gelatinoasă care le înglobează. Astfel de colonii sînt formate dintr-un număr mic de celule: 4 pînă la 16. La formele evoluate, ca de exemplu la genul *Volvox* (fig. 2), numărul de celule componente ale unei colonii este extrem de mare (de la 120 la 22 000). Întreaga formațiune este sferică, elementele componente alcătuind peretele exterior, în interiorul coloniei existînd o substanță mucilaginoasă în care se găsesc colonii-fiice sau alte complexe celulare care permit reproducerea. Integralitatea unui astfel de organism complicat este demonstrată în primul rînd, într-un mod foarte vizibil, de diferențierea morfofiziologică a celulelor. Un număr de celule sînt mai mici ca dimensiuni și prezintă flageli puternici și stigme mari fiind lipsite de cromatofori, îndeplinind funcția de locomoție și de sensibilitate la lumină. Alte celule, mai mari ca dimensiuni, sînt lipsite de flageli și stigme și prezintă cromatofori mari realizînd asimilația clorofiliană. În al doilea rînd integralitatea indicată a coloniei este evidențiată de existența unor punți de citoplasmă între celule, cunoscute în citologie sub numele de plasmodesme. Datorită lor, hrana poate circula între celulele coloniei. Relațiile strînse dintre celulele componente sînt demonstrate și de sincronizarea bătăilor flagelilor.

Cazul Volvocalelor ne permite să înțelegem drumul pe care l-a parcurs procesul evolutiv în ceea ce privește integralitatea individului la animalele pluricelulare. Stadiile acestui proces au fost ilustrate în tabelul nr. 1.

Interesant de remarcat că, indiferent de stadiul de integralitate realizat de un individ adult, de la naștere și pînă la maturitate, sistemul trece printr-un număr de stadii cu o organizare inferioară, proces cunoscut sub numele de ontogenie pe al cărui parcurs gradul de integralitate crește treptat. Acest proces s-a putut urmări de exemplu în cazul tritonului (*Triturus*). Oul, care reprezintă individul potențial,

Scanned with OKEN Scanner

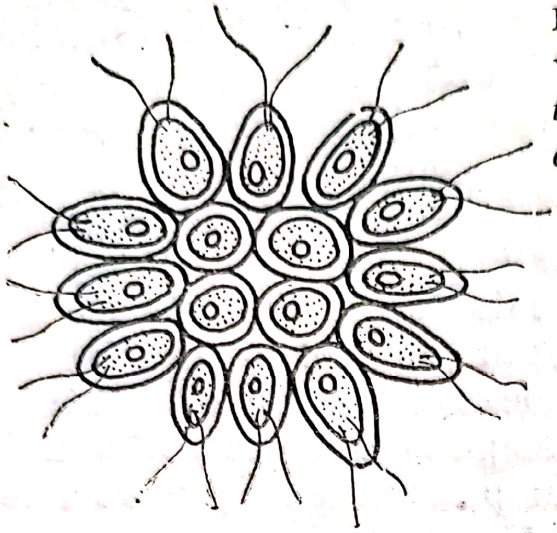
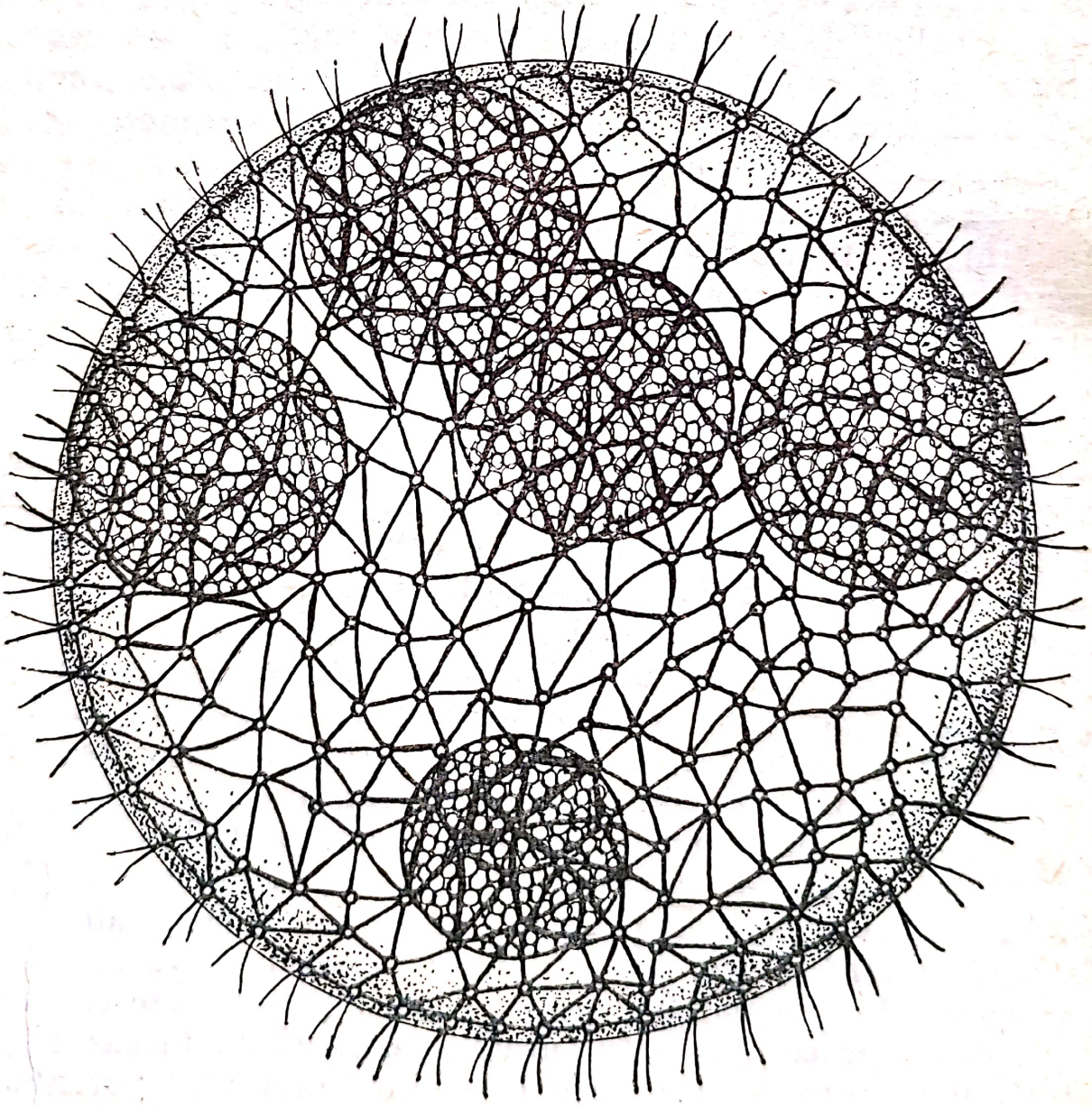


Fig. 2. — Exemple de Volvocale: colonie de *Gronium pectorale* (sus); colonie de *Volvox aureus* împreună cu cinci colonii-fiice (jos).



Scanned with OKEN Scanner

fiind unicelular, printr-un proces de diviziune repetată formează embrionul alcătuit din două și multiplu de două celule embrionare (blastomere), respectiv patru, opt, șaisprezece, treizeci și două etc. S-a constatat că pînă în stadiul de șaisprezece blastomere integralitatea embrionului este foarte slabă, deoarece fiecare dintre aceste celule separate, prin diviziuni ulterioare dă naștere la un individ întreg. Adică celulele nu sînt încă specializate. Din stadiul următor, de treizeci și două de celule, independența citată încetează.

Exemplele citate ne conduc spre ideea că evoluția sistemelor biologice individuale se desfășoară atît filogenetic, cît și ontogenetic. Procesul de creștere a integralității unui sistem biologic în general se desfășoară în trei etape de principiu:

a. — creșterea numărului părților similare (*homonome*);

b. — diferențierea: formarea de părți, neechivalente (*heteronome*) cu divizarea funcțiilor pe subsisteme;

c. — apariția comenzii centralizate.

2. O a doua caracteristică importantă a sistemelor biologice o reprezintă *echilibrul dinamic* (sau *steady-state* în limba engleză). Realizarea acestei stări se realizează de către sistemele biologice pe baza principiului „încercare și eroare" (*trial and error*), adică se tatonează răspunsul corect prin confirmări și infirmări. Sistemul „învață din greșeli".

Datorită căutărilor succesive, răspunsurile date se prezintă sub forma unor oscilații (fig. 3). Cauzele oscilării răspunsului real de o parte și de alta a celui căutat sînt datorate diferenței temporale între momentul captării informației de către receptor și momentul acțiunii efectorului. Decalajul între cele două momente este cunoscut în cibernetică sub numele de *histeresis*. În acest scurt interval factorul care a provocat informația și-a schimbat valoarea, în schimb, efectorul acționează pe baza primei valori. Oscilațiile sînt mai mari în cazul cînd sistemul tinde către un nou echilibru dinamic. Oscilațiile de căutare (*hunting oscillations*) prezintă scăderi treptate de amplitudine pînă se stabilizează

Scanned with OKEN Scanner

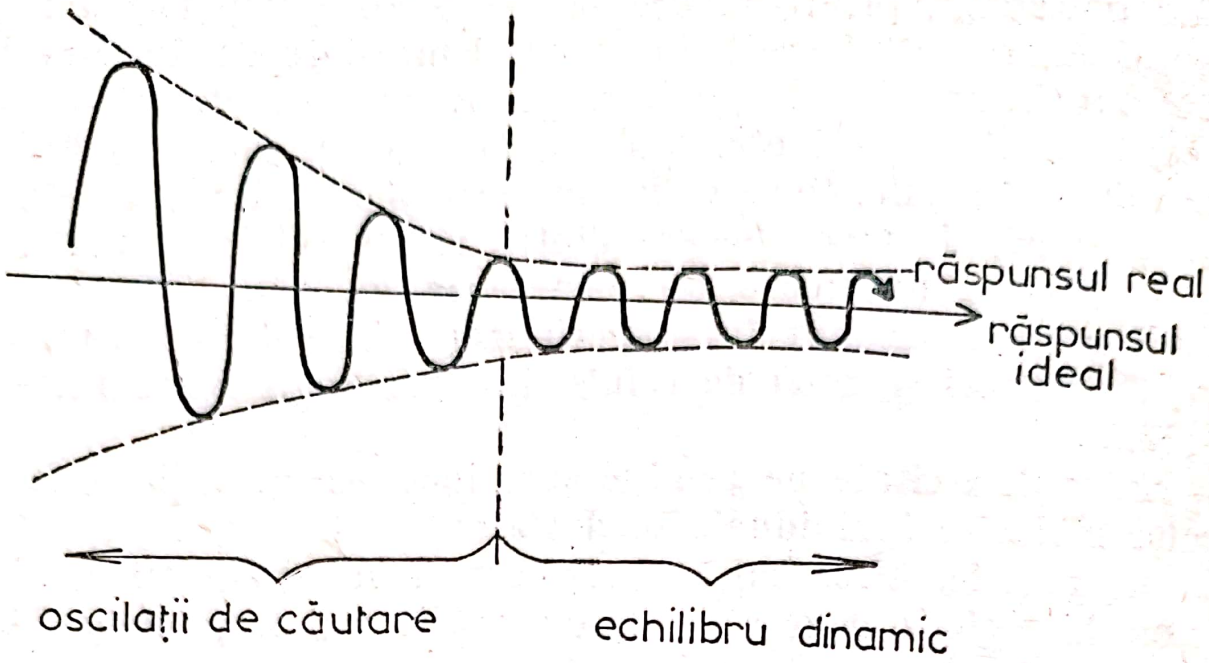


Fig. 3. — Stabilirea echilibrului dinamic.

între anumite limite de realizare a echilibrului dinamic (*steady state*). În a doua fază deci se poate spune că oscilațiile sînt datorate exclusiv fenomenului de histeresis.

Prin urmare setul de răspunsuri date de către sistem care tinde spre stabilirea unui echilibru dinamic parcurge inițial o fază de căutare a răspunsului corect apropiindu-se treptat de acesta și o a doua fază de echilibru dinamic propriu-zis.

3. Echilibrul dinamic se realizează datorită capacității sistemelor biologice de *autoreglare*. Ea este cea de-a treia trăsătură funcțională importantă care trebuie analizată. Mecanismele autoreglării se bazează pe fenomenul conexiunii inverse și se opun practic schimbărilor produse de către factorii din mediu. Sistemele biologice, prin fenomenul autoreglării, tind să-și păstreze un echilibru dinamic optim pentru funcționarea lor. Mecanismele autoreglării sînt foarte diferite în funcție de sistemul biologic. De exemplu în cazul animalelor superioare autoreglarea se realizează, în cazul indivizilor, prin intermediul sistemului nervos și endocrin.

Ambele reglează în mod diferit aceleași caracteristici ca de pildă metabolismul. În cazul sistemelor populaționale autoreglarea se bazează pe mecanismul concurenței dintre indivizi. Pe această cale se reglează numărul indivizilor din populație în funcție de hrana sau spațiul disponibil.

Un exemplu de autoreglare a unui parametru metabolic în ceea ce privește sistemul individual este prezentat în figura nr. 4. El se referă la reglarea glicemiei la om prin intermediul sistemului nervos. Subsistemul de comandă este reprezentat prin ansamblul a doi centri hipotalamici. Scăderea sau creșterea cantității de glucide din sînge acționează ca informație pentru declanșarea comenzii unuia dintre cei doi centri, aceștia funcționînd alternativ și menținînd un nivel glicemic constant.

Exemplul citat demonstrează participarea unui număr mare de subsisteme de comandă în realizarea autoreglării sistemelor biologice.

Situațiile analizate ne permit să ajungem la concluzia că în procesul de funcționare, sistemele biologice, ca orice tip de sisteme cu autoreglare, evidențiază trei importante trăsături caracteristice: integralitatea, echilibrul dinamic și

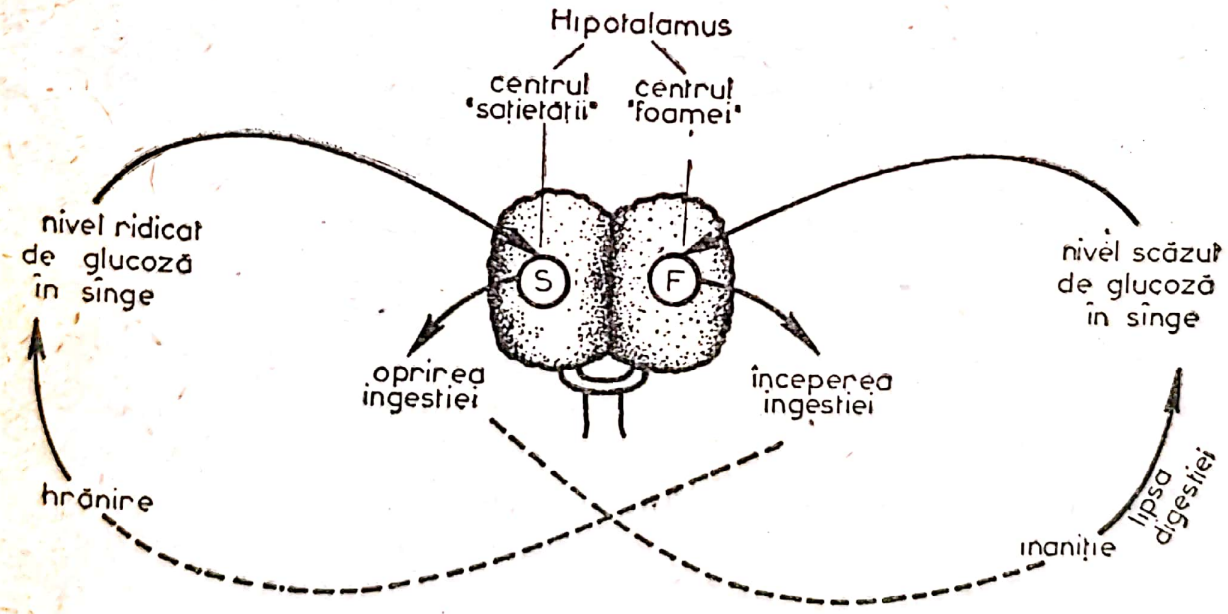


Fig. 4. — Reglarea neurală a glicemiei la om (după P. Weisz).

autoreglarea. Ele sînt de fapt caractere sintetice implicînd participarea unui mare număr de aspecte analizate anterior așa cum sînt: structura sistemului, conexiunile sale, caracteristicile informaționale și energetice, programul. Cele trei trăsături specifice funcționalității sistemice au manifestări concrete în cazul fiecărui sistem biologic în parte. Acestea, alături de organizarea sistemică, formează caracteristicile cele mai importante ale materiei vii. Se pot cita de exemplu pentru nivelul individual metabolismul și reproducerea iar pentru nivelele superioare circulația materiei și transferul energetic ca și reglarea numărului indivizilor. Aceste cazuri concrete vor fi analizate în paginile ce urmează ca manifestări ale autoreglării sistemelor biologice.

Scanned with OKEN Scanner

V. METABOLISMUL ŞI REGLAREA SA

Metabolismul este definit ca un proces complex, caracteristic materiei vii, format atît din schimburile de materie şi energie ce se desfăşoară între organism şi mediul său de existenţă, cît şi din procesele intermediare de asimilaţie şi dezasimilaţie ce au loc în interiorul corpului.

Definiţia citată pentru metabolism necesită o serie de explicaţii privind noţiunile pe care le implică. Totodată ea relevă aspectul dependenţei organismului de schimburile materiale şi energetice cu mediul său. Acest fapt este de înţeles ştiind că orice organism este un sistem deschis cu autoreglare avînd caracteristicile acestuia. Preluările de materie şi energie din mediu sînt necesare desfăşurării unor procese importante pentru existenţa organismului cunoscute sub numele de asimilaţie. Ele reprezintă o primă fază a metabolismului, care se desfăşoară cu un consum de energie permiţînd organismului ca, pe baza substanţelor pe care acesta le găseşte în hrană, să sintetizeze noi produşi necesari fie înlocuirii unora uzaţi, fie pentru creştere. Dacă asimilaţia se desfăşoară în principal pe baza unui consum energetic, dezasimilaţia este procesul invers, de descompunere a substanţelor preluate din alimente pînă la compuşii chimici de bază (ca de exemplu apă şi bioxid de carbon) cu eliberarea unor cantităţi de energie.

Din punctul de vedere al hranei, între plante şi animale există diferenţe importante. Existenţa animalelor nu se poate realiza în lipsa hranei organice. Ea este furnizată de către plante, singurele organisme capabile ca, pornind de la materie anorganică (săruri minerale, apă, bioxid de carbon

etc.) și energie (solară sau chimică), să realizeze sinteze de substanțe organice. Plantele sînt astfel, în majoritatea lor, organisme autotrofe, în timp ce animalele sînt heterotrofe.

Substanțele preluate de animale sub formă de hrană, indiferent că sînt organice sau minerale, se pot grupa în cîteva categorii funcționale mai importante. Cea mai mare parte (ca de exemplu cele organice, sărurile minerale, apa etc.) sînt *substanțe plastice*, folosite de către organism la înlocuirea altora „uzate" sau fiind necesare în procesul creșterii. În cadrul asimilației, pe baza acestor substanțe se produc sinteze de produși macromoleculari. Desigur că în cazul organismelor animale sintezele de substanțe organice complexe sînt realizate pornindu-se de la compuși organici mai simpli. Procesele biochimice necesare se desfășoară cu concursul unei alte categorii de substanțe: cele *catalitice* (ca de exemplu vitaminele).

În sfîrșit, a treia categorie funcțională de substanțe, provenind din alimente, o reprezintă cele cu *rol energetic*, dintre care mai importante pentru organisme sînt glucidele și lipidele. În procesul de dezasimilație, prin degradarea lor se obține energie.

Este interesant de analizat și aspectul materializării concrete a proceselor fiziologice reprezentînd cele două laturi ale metabolismului — anabolismul și catabolismul —. Continua perfecționare prin evoluția sistemelor individuale, a fost însoțită în regnul animal de o complicație structurală extremă datorată specializărilor celulare. În acest fel unele procese fundamentale vieții, ca de exemplu digestia sau respirația, se desfășoară la animalele pluricelulare atît la nivelul unui organ specializat, cît și la nivelul fiecărei celule în parte. A apărut, pe de altă parte, și un sistem vascular care reprezintă, de fapt, o rețea de canale prin care circulă în zone diferite ale corpului masa și energia necesară existenței celulelor organismului. Foarte schematic, la animalele pluricelulare procesele ce compun asimilația sînt reprezentate de: digestie, absorbție, circulația sîngelui și asimilația tisulară, în timp ce dezasimilația rezultă din respirație (tisulară cît și schimbul de gaze la nivelul organului specializat), circulație și excre-

Scanned with OKEN Scanner

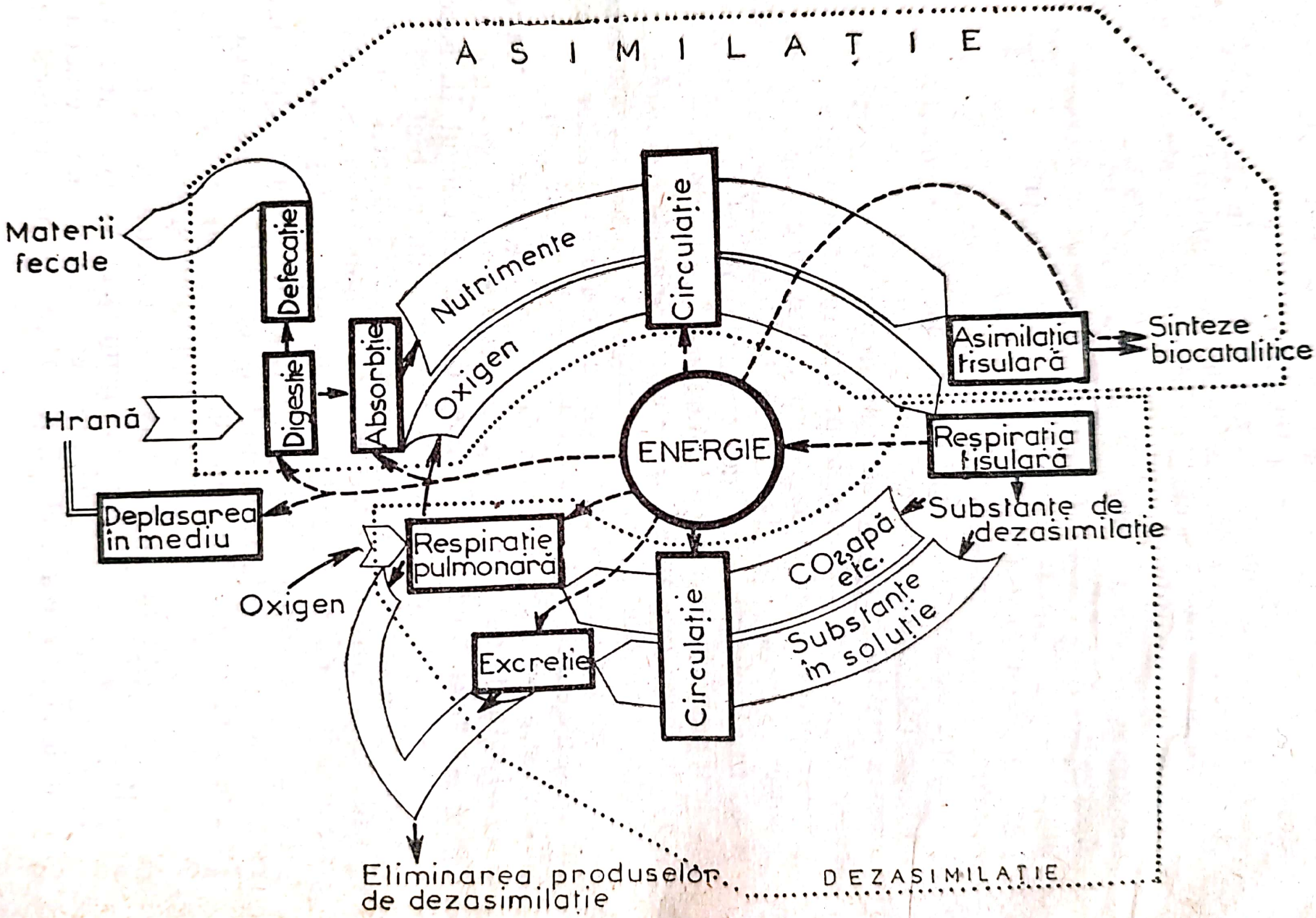
ţie. Relaţiile fundamentale între aceste laturi ale metabolismului sînt prezentate în figura 5.

Reperele funcţionării metabolismului individual, ca în cazul oricărui sistem deschis cu autoreglare, sînt fixate sub forma unui program a cărui realizare concretă este controlată de un organ de comandă. Programul este înregistrat sub forma biochimică a caracteristicilor genetice, iar desfăşurarea lui se efectuează prin control nervos şi endocrin, pentru animalele pluricelulare, şi prin intermediul autocontrolului realizat de procese biochimice în cazul unicelularelor.

Vom schiţa, în continuare cîteva aspecte ale acestor probleme. Ne vom opri mai pe larg asupra modalităţilor prin care se realizează autoreglarea metabolismului celular. În această privinţă biologii au sesizat mai greu subsistemul de comandă, cît şi localizarea programului, deoarece investigaţia impune tehnici complicate. Nu putea însă să scape atenţiei cercetătorilor faptul că în desfăşurarea unor procese fundamentale, ca de exemplu diviziunea celulară, nucleul pare să aibă un rol important. În 1869, Friedrich Miescher izolează din nucleii unor celule animale o substanţă cu caractere specifice, pe care o numeşte *nucleină*. Aceasta avea să dea mult de furcă biologilor, majoritatea marilor descoperiri din genetică fiind legate de numele ei. De fapt, ceea ce Miescher a numit nucleină s-a dovedit a fi o categorie foarte importantă de substanţe organice cunoscută astăzi sub numele de acizi nucleici. Numele, dat de histologul Richard Altmann, în 1899, se dovedeşte impropriu, cu toate că s-a păstrat pînă astăzi, deoarece aceşti acizi organici nu sînt localizaţi exclusiv în nucleu, ci şi în citoplasmă. Există două categorii importante de astfel de substanţe: acidul dezoxiribonucleic (ADN), despre care s-a crezut pînă acum cîţiva ani că este localizat exclusiv în nucleu, recent fiind descoperit şi în alte organite (în mitocondrii de exemplu) şi acidul ribonucleic (ARN), localizat atît în nucleu cît şi în citoplasmă.

O experienţă interesantă avea să tulbure pe biologi în anul 1944, cînd cercetătorii americani O.T. Avery, Mac Leod şi Mac Carty au reuşit să demonstreze că programul ereditar este localizat în acizii nucleici. Aceşti cercetători au lucrat pe

Scanned with OKEN Scanner


ASIMILAȚIE
Materii fecale
Defecație
Digestie
Hrană
Deplasarea în mediu
Absorbție
Nutrimente
Oxigen
Circulație
ENERGIE
Asimilația tisulară
Sinteze biocatalitice
Respirația tisulară
Substanțe de dezasimilație
Respirație pulmonară
Oxigen
Excreție
Circulație
CO2, apă etc.
Substanțe în soluție
Eliminarea produselor de dezasimilație
DEZASIMILAȚIE

niște bacterii (*pneumococi*) care cuprind două tipuri: unul virulent, capabil să omoare șoarecii de laborator la care se injectează, altul nevirulent. Din punct de vedere morfologic tipul virulent prezintă o capsulă în timp ce celălalt tip este lipsit de aceasta. Cele două calități: virulența și prezența sau absența capsulei s-au demonstrat a fi ereditare. Colectivul lui Avery a reușit să izoleze ADN de la bacteriile virulente, introducîndu-l într-o cultură de bacterii nevirulente. ADN-ul virulent a fost inclus de către bacteriile nevirulente în propria lor structură căpătînd astfel capacitatea să omoare șoareci.

Important de reținut este faptul că s-a reușit pentru prima oară demonstrarea rolului ADN-ului, și în general al acizilor nucleici, în stocarea informației genetice.

Cunoaștem deci că ADN-ul este „memoratorul" programului celular. Cum se pune însă în valoare această informație? Întrebarea ne introduce în domeniul fascinant, dar extrem de complicat, al geneticii moleculare.

ADN-ul, principalul stocator al informației genetice, se află localizat în cromozomi. La organismele inferioare, cum sînt bacteriile, există un singur „cromozom" (cunoscut sub numele de genofor), format dintr-o moleculă uriașă de ADN, de cca 0,8 mm lungime și cu o lățime de 0,000.000.2 mm. La organismele evoluate, cromozomii sînt formați din substanțe complexe alcătuite din ADN și proteine.

Informația pe care o posedă ADN-ul este folosită în sintezele de substanțe din celulă care sînt specifice organismului și chiar celulei. Dintre acestea cele mai importante sînt, fără îndoială, proteinele, substanțe fundamentale atît ale structurilor celulare, cît și cu rol biocatalitic. Proteinele catalizatoare sînt cunoscute sub numele de *enzime* iar intervenția lor permite schimbarea ritmului de desfășurare al proceselor biochimice în general în sensul accelerării acestora. Existența enzimelor este absolut necesară desfășurării proceselor metabolice specifice.

← Fig. 5. — Schema proceselor metabolice la un vertebrat pulmonat.

Scanned with OKEN Scanner

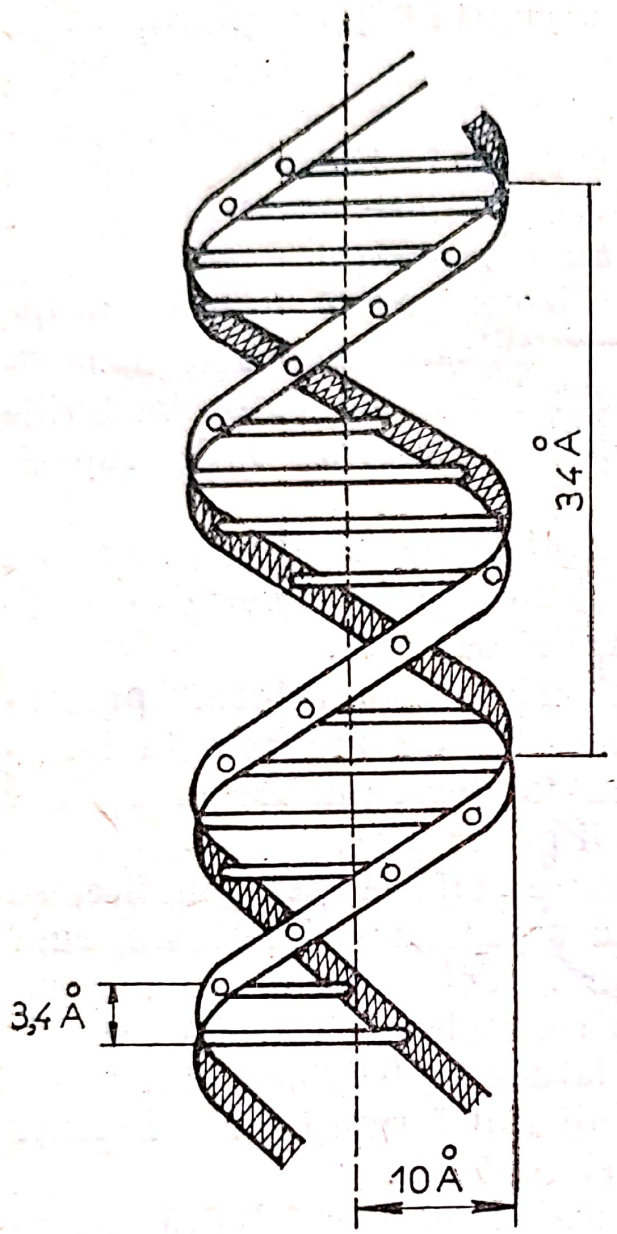


Fig. 6. — Reprezentarea schematică a moleculei spiralate dublu catenare de ADN după modelul lui Watson și Crick (1953); Å (angström), unitate microscopică reprezentînd 10^{-10} m (după J. D. Watson, 1974).

Sinteza proteinelor pe baza programului genetic înscris în ADN, care în celulă se desfășoară extrem de repede, include un număr mare de faze intermediare, dintre care ne vom opri doar asupra celor mai importante.

Lungul lanț al macromoleculei de ADN este format din două catene răsucite una în jurul celeilalte în spirală (fig. 6). Cunoașterea acestei structuri a reprezentat una dintre descoperirile fundamentale ale biologiei moderne, fiind realizată în 1953 de către J. D. Watson și F. H. Crick, pentru care cei doi cercetători au primit, în 1961, premiul Nobel. Fiecare dintre catenele spiralate ce alcătuiesc ADN-ul reprezintă de fapt un șir de molecule cunoscute sub numele de nucleo-

Scanned with OKEN Scanner

tide. Un nucleotid, în limaj chimic, este un ester fosforic al compusului unei baze azotate cu un glucid. Adică, în general, acizii nucleici sînt formaţi din trei componenţi fundamentali: a) baze organice azotate; b) un glucid şi c) acid fosforic. Din acest punct de vedere glucidul ce alcătuieşte ADN-ul este dezoxiriboza (de unde şi numele de acid dezoxiribonucleic), în timp ce în constituţia ARN-ului intră riboza, care a dat numele acidului ribonucleic. Deci, pentru toate categoriile de ADN, respectiv ARN, în ansamblul lor, doi dintre cei trei componenţi fundamentali sînt invariabili: glucidul şi acidul fosforic. Ceea ce diferă însă, creînd varietatea mare de tipuri de ADN şi ARN sînt bazele azotate. La ADN sînt patru: adenina (A), guanina (G), citozina (C) şi timina (T). La ARN sînt aceleaşi baze cu excepţia timinei înlocuită prin uracil (U). Modul în care se succed bazele în lungul catenei de nucleotide exprimă tocmai mesajul genetic. De exemplu succesiunea: —A—A—C— şi —A—C—C— reprezintă două informaţii genetice diferite. În lungul macromoleculei de ADN sînt cuprinse astfel un număr extrem de mare de „mesaje" reprezentînd programul principal de desfăşurare al vieţii celulei.

ADN-ul este format din două catene de nucleotide. Structura biochimică este de aşa natură încît bazele azotate dintr-un şir şi din celălalt sînt faţă în faţă şi legate între ele prin punţi de hidrogen. Pentru exemplificare prezentăm mai jos o secvenţă dintr-o moleculă de ADN.

```
—P—d—P—d—P—d—P—d—P—d—P—
    |    |    |    |    |
    C    C    T    A    G
    :    :    :    :    :
    G    G    A    T    C
    |    |    |    |    |
—P—d—P—d—P—d—P—d—P—d—P—
```

Prin P am reprezentat radicalul fosforic, prin d — dezoxiriboza, prin A, T, C, G — bazele azotate, iar prin legăturile punctate dintre acestea — punţile de hidrogen.

Analiza cît de sumară a modului în care se leagă, prin punţi de hidrogen, bazele azotate ale nucleotidelor dintr-o catenă şi din cealaltă, relevă existenţa unei reguli specifice din acest punct de vedere. Astfel se formează perechi între A—T şi C—G şi niciodată altfel (de exemplu A—G sau T—C). Bazele azotate sînt deci complementare, iar această lege, a complementarităţii, este de o extremă importanţă din punct de vedere informaţional. Ea se materializează în faptul că o catenă de nucleotide din componenţa ADN-ului în raport cu cealaltă este ca fotografia faţă de clişeu conservînd, în ultimă instanţă, acelaşi mesaj genetic. Procesul de diviziune nucleară (care precede diviziunea celulară) constă în esenţa sa în despiralizarea celor două catene de ADN şi sinteza, în raport cu acestea, a altor două, ceea ce permite dublarea cantităţii de ADN. El se bazează la rîndul său pe *legea complementarităţii bazelor azotate*: în dreptul fiecăreia din cele două catene de nucleotide ale moleculei parentale de ADN se sintetizează cîte o catenă complementară refăcîndu-se structura anterioară şi conservîndu-se mesajul genetic.

Aceeaşi lege se aplică şi în cazul sintezei moleculei de ARN. Acest acid nucleic este, spre deosebire de ADN, format dintr-o singură catenă de nucleotide. ARN-ul, sintetizat în mod complementar faţă de o moleculă de ADN, ce serveşte ca matriţă, a primit numele de ARN-mesager (ARN_m), iar transcrierea informaţiei genetice, realizată în aceste condiţii, este cunoscută ca *proces de transcripţie*. S-a demonstrat că, în multe cazuri, ARN_m copiază informaţia genetică existentă doar pe o singură catenă a ADN-ului (transcripţie monocatenară), alteori însă transcrie informaţia în mod alternativ de pe cele două catene de ADN. În genere nu se copiază întreaga formaţie din molecula de ADN, ci numai un fragment cu o funcţionalitate anumită. În acest fel molecula de ARN_m este mai scurtă decît cea de ADN, lungimea ei variind în funcţie de mesaje. Deci, în cursul procesului de transcripţie, aceeaşi moleculă de ADN dă naştere la o gamă destul de mare de molecule ARN_m.

După sinteză, molecula de ARN_m se combină cu proteine specifice formînd un complex numit *informozom*. În aceas-

tă formă ARN_m părăseşte nucleul migrînd în citoplasmă, unde va servi ca matriţă pentru sinteza proteinelor. La rîndul lor, proteinele din informozom au un rol activ în această sinteză.

Sinteza proteinelor în citoplasmă, prin acţiunea informozomului, înseamnă de fapt traducerea mesajului din „limbajul" acizilor nucleici în „limbajul" proteinelor. Mergînd mai departe cu acest paralelism am putea spune că ambele mesaje sînt formate din cuvinte alcătuite dintr-un număr limitat de semne alfabetice sau litere. În cazul „limbajului" acizilor nucleici aceste litere sînt reprezentate prin bazele azotate. În ceea ce priveşte proteinele ele sînt formate din unităţi fundamentale cunoscute în biochimie sub numele de aminoacizi, care sînt în număr de circa douăzeci. În acest fel, în „limbajul" acizilor nucleici există patru litere în timp ce în „limbajul" proteinelor — douăzeci. Evident că „traducerea" nu se poate efectua prin omologare semn la semn, pentru că în acest caz cele patru baze azotate ar fi insuficiente pentru cei douăzeci de aminoacizi. Această problemă a transmiterii informaţiei genetice cuprinsă în acizii nucleici în procesul de sinteză al unor substanţe proteice specifice a fost analizată pentru prima dată, în 1954, de către matematicianul G. Gamow. El a ajuns la concluzia, confirmată de geneticieni, că cele patru baze azotate nu acţionează izolat în acest proces, ci reunite cîte trei formînd o tripletă sau un *codon*. Corespondenţa între codoni şi aminoacizi este cunoscută sub numele de *cod genetic*. Combinarea celor patru baze azotate cîte trei formează un număr suficient de mare de codoni încît toţi cei circa 20 de aminoacizi pot fi codificaţi. În 1961 M. W. Nirenberg şi J. Matthaei reuşesc să descifreze un prim mesaj al acestui cod. Cu ajutorul unui ARN_m sintetizat artificial, format din codoni de uracil (—U—U—U—), cei doi cercetători identifică drept aminoacid codificat — fenilalanina. Codul genetic este descifrat în majoritatea sa, în 1966, prin cercetările a trei colective independente conduse de Ochoa, Nirenberg şi Khorana. Ultimii doi primesc, în 1968, premiul Nobel.

Cunoscînd această corespondenţă între „limbajul" acizilor nucleici şi cel al proteinelor să încercăm să analizăm cum

940

Scanned with OKEN Scanner

se desfăşoară în mod concret procesul de sinteză al proteinelor. În realizarea sa conlucrează mai mulţi factori ca: ARN_m posesorul informaţiei genetice, ribozomii, o serie de enzime, o altă categorie de ARN, cunoscut sub numele de ARN transportor (ARN_t), şi, bineînţeles, substanţele pe baza cărora se vor sintetiza proteinele respectiv — aminoacizii.

ARN_t aşa cum au demonstrat cercetările recente, deşi cu o greutate moleculară mică, are o structură biochimică complexă incluzînd şi alte baze organice faţă de cele citate în cazul ADN şi ARN_m. Molecula de ARN_t este de forma unei frunze de trifoi cu patru foi avînd o zonă capabilă să recunoască un anume aminoacid (zonă acceptoare) pe baza codului genetic, cît şi o altă zonă de recunoaştere a codonilor din ARN_m (anticodon) pe baza legii complementarităţii bazelor azotate. Se înţelege că într-o celulă există mai multe feluri de molecule ARN_t fiecare fiind capabilă să formeze un complex cu un aminoacid specific pe baza codului genetic şi a participării unor enzime. Fiecare tip de ARN_t „recunoaşte" cu o extrem de mare precizie aminoacidul specific: eroarea este mai mică decît 0,01—0,001%. ARN_t joacă deci rolul de agent transportor al aminoacizilor în citoplasmă către locul de sinteză al proteinelor. Acesta se găseşte în zone de concentrare a unor organite cunoscute sub numele de ribozomi sau granulele lui Palade.

Un ribozom este alcătuit din două unităţi ribozomale inegale. Pentru activitatea de sinteză proteică aceste organite sînt grupate sub formă de polizomi care reprezintă un complex de unităţi ribozomale legate de o moleculă de ARN_m. Molecula de ARN_m joacă rolul de matriţă a sintezei proteinelor, dirijînd ordinea în care se leagă aminoacizii între ei. Procesul se realizează prin legarea temporară, prin punţi de hidrogen, a moleculelor de ARN_m şi ARN_t, cele din urmă combinate cu aminoacizii specifici. Moleculele de ARN_t, datorită anticodonilor, se pot lega de molecula ARN_m doar în zona codonului specific.

Rolul ribozomilor se pare că este extrem de important în privinţa legăturilor ARN_m — ARN_t.

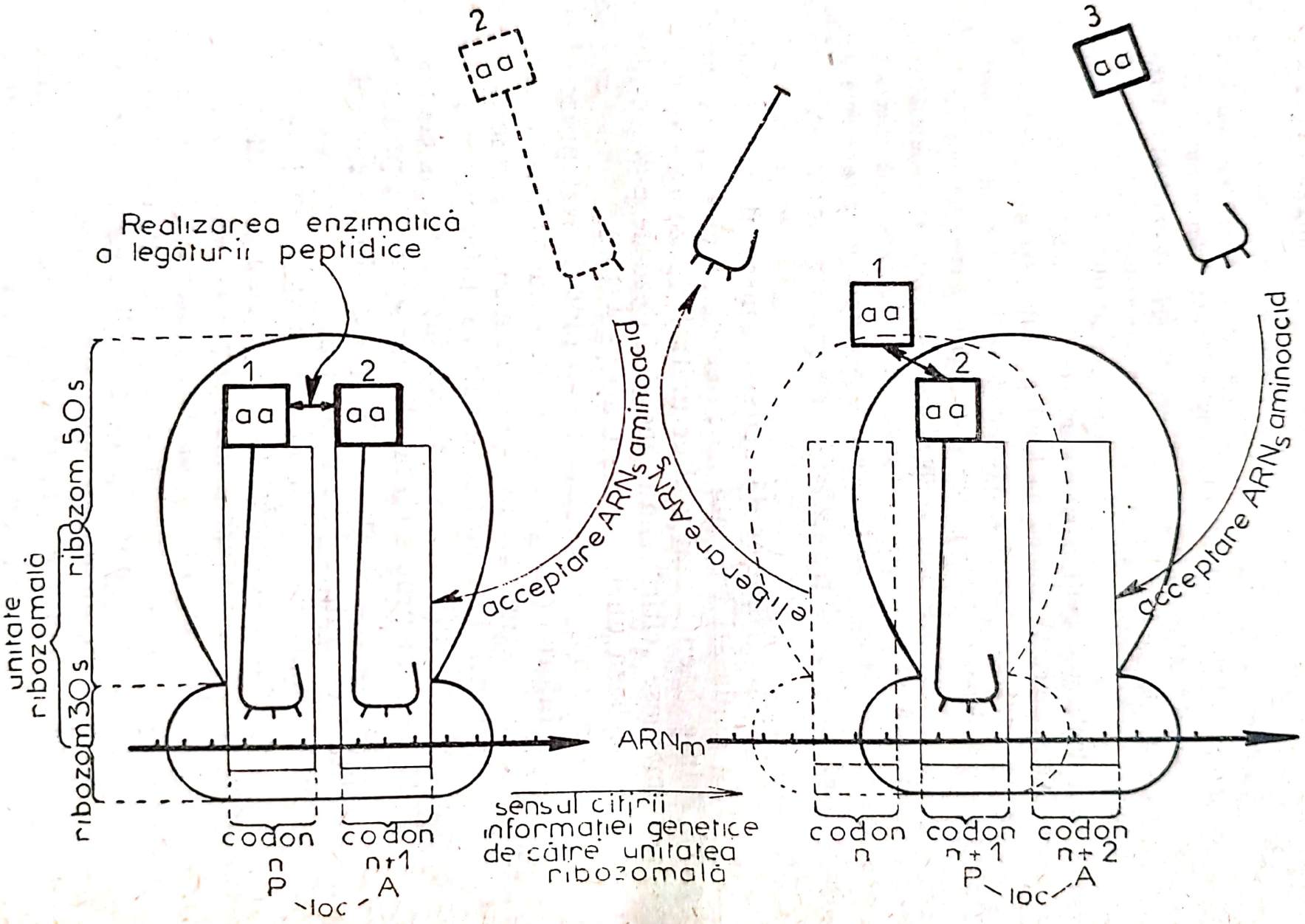
Scanned with OKEN Scanner

O unitate ribozomală „oferă loc" pentru două complexe moleculare ARN_t-aminoacid de a se lega de ARN_m. Dacă anticodonul este corespunzător, un complex de acest fel se leagă într-o primă poziție lîngă un altul fixat anterior. Prin intermediul unei activități enzimatice aminoacidul complexului nou fixat se leagă la aminoacidul complexului existent anterior. În acest fel molecula de ARN_t fixată anterior este eliberată, iar cea de-a doua moleculă ARN_t rămîne legată cu un dipeptid (doi aminoacizi combinați). Prin deplasarea unității ribozomale pe o distanță de un codon, complexul ARN_t-dipeptid ajunge pe locul al doilea, primul fiind liber pentru fixarea unui nou complex ARN_t-aminoacid corespunzînd noului codon și așa mai departe. Acest proces de deplasare a complexului ARN_t-aminoacid de pe al doilea pe primul loc al unei unități ribozomale este cunoscut în genetică sub numele de translocație. Translocațiile succesive ale unității ribozomale sînt însoțite deci de realizarea unor complexe de aminoacizi, adică polipeptide, care reprezintă proteine „primitive".

Fiecare unitate ribozomală „citește" mesajul genetic al ARN_m prin deplasări treptate pe interval de cîte un codon (fig. 7). Prin existența mai multor unități ribozomale se pot realiza numeroase „citiri" simultane și sinteze de polipeptide și proteine pe baza unei singure matrițe ARN_m.

Foarte sumar ne putem imagina în modul citat procesul de utilizare a informației genetice stocate în ADN. Această imagine este însă incompletă: ea permite a se întrevede doar principiul utilizării informației ereditare prin procese de transcripție și decodificare. Ne putem însă întreba cum se induce și oprește un proces metabolic de sinteză a proteinelor sau cu alte cuvinte în ce măsură procesul este controlat prin modalități de autoreglare sistemică.

Unul dintre mecanismele interesante ale acestei reglări automate îl reprezintă *retroinhibiția*. După cum a rezultat din cele expuse anterior, sintezele metabolice se desfășoară în prezența enzimelor, substanțe de tip proteic. Deci sinteza proteinelor, care se efectuează sub controlul informației stocate în ADN, înseamnă de fapt realizarea proteinelor propriu-zise cît și a enzimelor necesare. Procesul nu este desăvîrșit într-o singură etapă, ci într-un număr de stadii intermediare cu intervenția a tot atîtea enzime. Numărul


Realizarea enzimatică
a legăturii peptidice
unitate
ribozomală
ribozom 50s
ribozom 30s
1
2
aa
aa
acceptare ARNs aminoacid
eliberare ARNs
ARNm
codon
n
P
codon
n+1
A
loc
sensul citirii
informației genetice
de către unitatea
ribozomală
codon
n
codon
n+1
codon
n+2
P
A
loc
3

acestor etape depinde de produsul, sau produsele inițiale, de la care pornește sinteza și care sînt obținute de organism din hrană. Produsul final este deci rezultatul unui lanț de reacții, catalizate enzimatic sau, de multe ori al unor lanțuri paralele în care se realizează substanțe intermediare.

Procesele de sinteză ale produsului final ar continua însă dincolo de necesitățile celulei dacă nu ar interveni retroinhibiția. S-a constatat că realizarea produsului final în anumite cantități conduce la blocarea acțiunii enzimei inițiale din lanțul reacțiilor specifice sintezei sale. Produsul final își blochează el însuși sinteza prin efectul pe care îl produce asupra primei enzime din lanțul de reacții modificîndu-i structura spațială în mod reversibil. Desigur că celelalte enzime continuă să lucreze un timp, însă activitatea lor de sinteză este oprită prin faptul că prima enzimă nu le mai oferă substanța inițială de care acestea au nevoie. Retroinhibiția este un proces extrem de eficient de oprire a unui lanț de reacții bazat pe principiul conexiunii inverse.

Un proces oarecum similar este cel al *activării enzimelor în prezența substratului specific*. Apariția substanței care este prelucrată de o anumită enzimă se traduce printr-o activare a enzimei și declanșarea lanțului de sinteze. În cazul lipsei substratului specific, enzima este inactivă.

Atît retroinhibiția, cît și activarea enzimatică sînt procese ce se desfășoară la nivelul subsistemului efector reprezentat în cazul analizat prin enzimele care permit desfășurarea sintezelor proteice. Așa cum remarcam anterior, nu toate reacțiile metabolice sînt controlate genetic, foarte multe dintre ele fiind automatizate. Dar aceste automatisme (ca de exemplu retroinhibiția sau activarea enzimelor) sînt adaptări la a căror elaborare a participat inițial subsistemul

---

Fig. 7. — Schema procesului de transfer a informației genetice conținute de ARN_m în formarea peptidei și a procesului de translocație a complexului peptidic — ARN_s de pe locul *A* (aminoacil — ARN_s) pe locul *P* (peptidil — ARN_s) odată cu „citirea" (transferul) informației genetice (după J. D. Watson 1974).

Scanned with OKEN Scanner

genetic de comandă. Ne putem imagina că într-un stadiu inițial al evoluției celulei unele din aceste sisteme erau capabile să sintetizeze, de exemplu, enzime sensibile în mai mare măsură la acțiunea de inhibare a produsului final (retroinhibiție), în timp ce produsul altor tipuri de celule era format din enzime relativ inactive la acțiunea citată. Selecția naturală a triat în aceste populații de celule pe acelea cu o activitate de autoreglare mai eficientă. Adică, practic, celulele cu enzime inactive la retroinhibiție este posibil să fi pierit în proporție mare prin acumularea excesivă a produsului final și procesele secundare pe care aceasta le implică. Cu alte cuvinte, putem presupune că eficiența proceselor de autoreglare, deci de autoconservare a sistemului, a reprezentat un important factor de selecție a subsistemelor genetice de comandă de care depinde existența sistemelor celulare. Astfel, procesele automate metabolice pe care le-am citat și la care nu participă subsistemul genetic de comandă s-au realizat pe baza unei participări inițiale a acestuia confirmată ca eficientă de către selecția naturală. Această evoluție a sistemelor celulare primitive, pe calea automatizării multor procese metabolice a însemnat un pas uriaș în perfecționarea funcționării sistemelor vii, degajînd „memoria" celulei de informații minore și permițînd creșterea mesajelor înmagazinate și a capacității de decizie în procesele majore. Am putea compara această perfecționare cu imprimarea circuitelor și tranzistorizarea aparatelor moderne ceea ce a avut ca urmare reducerea extraordinară a volumului acestora, eficiența rămînînd aceeași. Astfel putem înțelege sensul ideii menționate de cîteva ori anterior, că metabolismul celular este controlat numai în principiu de subsistemul genetic de comandă.

Sînt însă și situații în care autoreglarea metabolică se realizează prin modificări produse la nivelul ADN-ului. Această moleculă gigant, cu o lungime apreciabilă, este stocatorul informației ereditare datorită succesiunii specifice a nucleotidelor (și respectiv bazelor azotate). Mesajul genetic este asemeni unui „roman" reprezentînd programul de principiu al celulei și organismului. Folosind în continuare limba-

Scanned with OKEN Scanner

jul metaforic putem afirma că ADN-ul este format din unități operaționale mai mici reprezentînd fraze și idei a căror succesiune alcătuiește mesajul romanului. O astfel de unitate operațională, reprezentînd o porțiune din ADN care conține informația necesară realizării unui caracter ereditar este cunoscută sub numele de *genă*. Definiția ei a suferit mai multe modificări. Teza: o genă egal un caracter, aparține geneticii clasice. Realizările geneticii moleculare au modificat această concepție.

Noțiunea de genă a fost propusă de W. Johannsen, în 1909. În cea mai mare parte a timpului scurs de la această dată pînă astăzi, geneticienii au considerat genele ca fiind egale, avînd funcția de a stoca informația genetică pe baza căreia, așa cum a rezultat din cele prezentate, se realizează un caracter sau o substanță specifică. În 1961 F. Jacob și J. Monod demonstrează inegalitatea funcțională a genelor. Noul punct de vedere este cunoscut sub numele de *concepția operonului*. *Operonul* este un complex de gene reprezentînd o porțiune din ADN copiată de o moleculă de ARN_m. El cuprinde informația necesară pentru sinteza unei polipeptide, adică practic tot lanțul de gene responsabile de sinteza lanțului de enzime care participă în diferite faze la acest proces.

Fiecare genă cuprinde mesajul genetic necesar sintezei unei polipeptide. Astfel de gene sînt numite structurale. În afara lor complexul genetic al operonului include și o genă operatoare care are funcția de a coordona activitatea genelor structurale. În acest fel, pentru diferitele reacții complexe de sinteză se presupune existența a cîte unui operon. În afară de cele două tipuri de gene citate se menționează și un al treilea tip care nu intră în componența operonilor: cel al genelor reglatoare. Acestea își exercită acțiunea asupra

* Gena este definită astăzi ca o porțiune a moleculei de ADN (sau ARN pentru virusuri) care cuprinde informația necesară: a) sintezei unei polipeptide — în cazul genelor structurale; b) controlului activității altor gene — în cazul genelor operatoare. Mai multe lanțuri polipeptidice alcătuiesc o proteină la a cărei sinteză cooperează grupuri de gene structurale și operatoare.

Scanned with OKEN Scanner

genelor operatoare prin inhibarea sau deblocarea unor procese de sinteză enzimatică ce se produc în ultimă instanță în citoplasmă.

În 1965 Jacob, Monod și Lwoff explică, pe baza concepției operonului, mecanismul *represiei*, în care are loc o inhibare a acțiunii de sinteză enzimatică. Acesta este un mecanism de feedback mult mai complicat decît cel al retroinhibiției deoarece acționează asupra efectorului (enzimelor) indirect prin intermediul subsistemului de comandă: ADN-ul. Produsul final sintetizat se combină, în anumite situații, cu o substanță numită represor. Ea este sintetizată pe baza informației pe care o dețin genele reglatoare. Combinația celor două substanțe are capacitatea ca prin acțiunea sa asupra genei operatoare să inducă blocarea mecanismelor de transcripție a informației de la nivelul întregului grup de gene structurale al operonului. Oprirea procesului de transcripție, deci de sinteză de ARN_m, are ca urmare încetarea sintezei enzimelor. Cu toate acestea procesul de formare al produsului final mai continuă un timp prin activitatea enzimelor deja existente. Acestea însă scad treptat din punct de vedere cantitativ din cauza mai ales a fenomenelor de diviziune celulară; de exemplu, la bacterii, la care s-a studiat represia, diviziunea se produce la circa 10—15 minute.

Cu toate criticile aduse concepției operonului, care se pare că explică numai unele laturi ale autoreglării, biologii sînt de acord că activitatea genelor este nuanțată în funcție de condițiile concrete prin procese sistemice de conexiune inversă.

Cele cîteva modalități de reglare a activității metabolice celulare pe care le-am prezentat sînt departe de a ilustra întreaga gamă de procese de acest gen cunoscute pînă astăzi cît și nenumăratele implicații teoretice în jurul cărora specialiștii își confruntă punctele de vedere.

Dacă în cazul unei singure celule, autoreglarea metabolismului impune un număr atît de mare de mecanisme biochimice, ne putem imagina complexitatea acestui proces în cazul unor animale evoluate, pluricelulare. Creșterea comple-

xității mecanismelor de autoreglare este oglindită la astfel de organisme și prin constituirea, în lungul procesului evoluției, a organelor de comandă nervoasă și endocrină. Acestea își evidențiază acțiunea de control a întregului organism prin fenomenele de reglare realizate pe plan local la nivelul țesuturilor și organelor. Diviziunea funcțională și specializarea celulară dintr-un organism animal evoluat a impus însă și existența unor numeroase subsisteme de comandă locală materializate prin centrii nervoși și în care se închid arcuri reflexe ce sînt responsabile de acțiunea unor anumite porțiuni din corp. În acest fel, la toate animalele evoluate (nevertebrate superioare și vertebrate) se constată atît existența unui complex nervos cefalic, reprezentînd forul de decizie al comenzilor ce vizează coordonarea activității întregului corp cît și al unor centri nervoși specializați în legătură cu reglarea activităților din diferite zone ca de exemplu lanțul ganglionar de la nevertebrate sau măduva spinării și sistemul de ganglioni vegetativi de la vertebrate.

Și în ceea ce privește sistemul endocrin se poate constata existența unui coordonator, ca de exemplu hipofiza în cazul vertebratelor. Între sistemul de comandă nervos și endocrin există schimburi importante de informație la nivelul organelor coordonatoare, realizîndu-se în acest fel comenzi unitare pe ansamblul organismului.

Intervenția organelor de comandă în reglarea activităților metabolice este cunoscută de multă vreme de către fiziologi ca de exemplu reglarea procesului respirației, a nivelului glucidelor din sînge sau a temperaturii la animalele homeoterme (păsări și mamifere). Am schițat anterior unele aspecte ale autoreglării glicemice la om (fig. 4), din care se poate deduce complexa intervenție a diferitelor subsisteme de comandă. O analiză detaliată a aspectelor autoreglării neuro-endocrine a metabolismului la organismele animale ar necesita ea însăși volumul unei lucrări aparte. Sîntem astfel nevoiți a încheia prezentarea sumară a acestor procese atît de importante pentru desfășurarea în bune condițiuni a vieții organismelor animale.

VI. REPRODUCEREA

Proprietatea viețuitoarelor de a da naștere unor ființe similare asigurîndu-se perpetuarea speciilor este cunoscută în biologie sub numele de *reproducere*. Cu toate că și sistemele biologice supraindividuale dau naștere la sisteme similare, de obicei termenul de reproducere este desemnat pentru proprietatea sistemelor biologice de nivel individual. Prin prisma teoriei sistemice trebuie însă înțeles faptul că toate sistemele biologice au astfel de posibilități. De exemplu pentru nașterea unei sau mai multor specii noi dintr-o specie parentală este folosit termenul de *speciație*. În cele ce urmează vom analiza însă fenomenul de reproducere în sensul său citat mai sus, urmărindu-l ca o manifestare a proceselor care au loc la nivelul sistemelor individuale.

Fenomenul reproducerii a putut fi înțeles numai după apariția în 1838—1839 a teoriei celulare datorate lui Mathias Schleiden și Theodor Schwann, pentru că el se bazează tocmai pe diviziunea acestor unități fundamentale ale oricărui organism.

Diviziunea celulară cuprinde două categorii mai importante: mitoza (**1**) și meioza (**2**).

1. Rezultatul mitozei îl reprezintă două celule fiice cu o cantitate egală de material nuclear cu a celulei din care au provenit. Mitoza se poate realiza prin formare sau nu de cromozomi. În cazul mitozei tipice (ortomitoză sau cariochineză), procesul diviziunii celulare se desfășoară în patru faze (profaza, metafaza, anafaza și telofaza), iar cromozomii, care sînt similari doi cîte doi, rămîn tot perechi și în număr egal în cele două celule rezultate în urma diviziunii.

Scanned with OKEN Scanner

a. Un tip foarte simplu de mitoză îl constituie *amitoza* sau diviziunea directă.

Urmărit la microscop un astfel de fenomen, aproape că nu atrage atenţia prin simplitatea sa. Se observă nucleul care treptat se strangulează la mijloc, apoi se rupe formînd doi nuclei. Membrana nucleară nu dispare; mai mult — nu se observă nici apariţia cromozomilor, care se ştie că însoţesc procesele de diviziune. Amitoza este deci un tip primitiv de diviziune pe care se baza probabil reproducerea primelor organisme monocelulare. El s-a păstrat pînă astăzi şi este des întîlnit în majoritatea fenomenelor de regenerare, unde este necesară formarea rapidă de celule.

b. La polul opus al complicării diviziunii mitotice se află *ortomitoza*. Ea se desfăşoară cu modificări importante ale aparatului nuclear, avînd loc în patru faze. În cursul acestui proces substanţa nucleară se constituie sub forma cromozomilor, se produce dispariţia membranei nucleare, se formează un fus nuclear pe care cromozomii se aranjează în zona ecuatorială. Fusul se întinde între cei doi poli ai nucleului, iar cromozomii, cîte unul fixat pe un filament, suferă un proces de clivare, rezultînd două jumătăţi identice numite cromatide. Acestea migrează spre cei doi poli, unde ulterior se constituie doi nuclei distincţi. Urmează formarea unei membrane celulare care împarte celula parentală în două noi celule.

În afara celor două tipuri extreme de diviziuni mitotice — amitoza şi ortomitoza — se cunoaşte o întreagă gamă de forme intermediare care permit cu oarecare imaginaţie reconstituirea lungului proces de perfecţionare evolutivă al fenomenului citat. Se cere însă nu numai imaginaţie, ci şi foarte multă prudenţă pentru că este vorba de tipuri mitotice actuale, care au rezistat selecţiei pînă astăzi. Dar cîte oare au dispărut, sau, chiar reconstituind evoluţia mitozei după datele pe care le avem, cît de siguri putem fi că nu greşim?

c. Este interesant în acest sens să analizăm şi un tip de mitoză care pare a fi intermediară între amitoză şi ortomi-

Scanned with OKEN Scanner

toză. Ne referim la *pleuromitoză*, diviziune celulară destul de rar întîlnită la grupele de organisme actuale. Ea se desfăşoară tot în patru faze ca ortomitoza. În general cromozomii se individualizează în nucleu, ca la ortomitoză; de multe ori însă sînt prezenţi şi după terminarea diviziunii. În cursul pleuromitozei membrana nucleară însă nu dispare — caracter întîlnit la amitoză. Nu se formează de asemenea nici fusul nuclear, de cele mai multe ori. În acest caz cromozomii migrează spre cei doi poli ca la ortomitoză numai că alunecînd pe suprafaţa membranei nucleare. Apoi, la fel ca la amitoză nucleii noi se formează printr-un proces de strangulare mediană a vechiului nucleu. Ciudat proces de îmbinare a unor caractere amitotice şi ortomitotice. Cu puţină imaginaţie ne-am putea închipui că în vremurile anterioare paleozoicului, în timpurile cînd pe planeta noastră viaţa era reprezentată numai de organisme unicelulare, pleuromitoza a însemnat o perfecţionare importantă a diviziunii amitotice. Într-un astfel de caz este posibil ca multe dintre unicelularele acelor vremi să se fi divizat pe cale pleuromitotică şi să apară o mare diversitate a procesului respectiv. Mergînd cu supoziţia mai departe ne putem imagina revoluţia produsă de apariţia fusului nuclear, de dispariţia membranei nucleare în cursul diviziunii ca şi de alte fenomene specifice ortomitozei. Dar apariţia ortomitozei a impus un regres al organismelor pleuromitotice. Acest tip de mitoză are calităţi intermediare fiind dezavantajată faţă de amitoză şi ortomitoză. Amitoza este simplă, se desfăşoară rapid. Ortomitoza este în schimb exactă: permite un control complex şi sigur al împărţirii egale a substanţei nucleare între descendenţi. Pleuromitoza este o amitoză prea complicată pentru a fi simplă şi o ortomitoză prea simplă pentru a fi un proces perfecţionat. Poate că aceasta este cauza restrîngerii procesului diviziunii pleuromitotice în lumea vieţuitoarelor de astăzi ai căror strămoşi au fost selecţionaţi în lungul mileniilor. Sau poate că este numai o aparenţă. Oricum o concluzie se desprinde în mod clar: procesul diviziunii mitotice a fost el însuşi supus, odată cu organismele purtătoare, rigorilor selecţiei naturale şi evoluţiei.

Scanned with OKEN Scanner

2. Meioza sau diviziunea reducțională, se desfășoară în opt faze, iar dintr-o celulă rezultă patru celule fiecare cu un număr înjumătățit de cromozomi (haploid) față de celula parentală (diploidă). Acestea sînt celule reproducătoare sexuate sau gameți. Copularea a doi gameți de sex opus permite refacerea numărului dublu de cromozomi. În raport cu mitoza, meioza apare ca un proces de diviziune mult mai complicat, O meioză echivalează cu două ortomitoze desfășurate în continuare, însumînd astfel opt faze. Se poate înțelege de ce dintr-o celulă intrată în diviziune meiotică rezultă patru, pentru că se petrec de fapt două diviziuni succesive. Dar mai trebuie evidențiat și un alt aspect extrem de important. Prima diviziune este o ortomitoză modificată doar dintr-un singur punct de vedere: pe fusul nuclear cromozomii se așază perechi. În acest fel, după migrarea lor și încheierea primei faze a meiozei în cele două celule rezultate numărul cromozomilor va fi înjumătățit față de celula parentală. A doua diviziune meiotică este o ortomitoză obișnuită rezultînd în total patru celule. Dar fiecare dintre acestea au capacități deosebite fiind gameți sau viitori gameți după cum aparțin unuia dintre cele două sexe. Unirea a doi gameți de sex opus permite apoi refacerea numărului dublu de cromozomi în celula ou.

Se înțelege deci relația extrem de importantă dintre procesul diviziunii celulare și fenomenul reproducerii. În general reproducerea în lumea animală are loc pe două căi: asexuat și sexuat. Simplificînd foarte mult lucrurile se poate spune că înmulțirea asexuată sau agamă (fără gameți) are ca bază diviziunea mitotică, în timp ce meioza însoțește reproducerea sexuată. Trebuie însă să subliniem faptul că există numeroase excepții de la această regulă. Astfel în multe cazuri meioza nu precede reproducerea sexuată, ci reprezintă un proces de înmulțire agamă ca în cazul partenogenezei.

Aspectele citate vor putea fi mai ușor de înțeles dacă

Scanned with OKEN Scanner

vom analiza raportul dintre fenomenul *reproducerii** și cel al *sexualității*.

Pentru problema de față vom apela la un exemplu concret și anume la fenomenul conjugării de la protozoarele cu cili. Răsfoind orice manual de zoologie se poate constata că protozoarele cu cili sau ciliatele se înmulțesc pe două căi: prin diviziune transversală și prin conjugare. În cazul conjugării, doi indivizi se apropie, se lipesc unul de altul și schimbă între ei substanță nucleară. Se produce deci un fel de schimb de informație genetică. Indivizii după acest schimb se despart; în urma conjugării însă fiecare va avea o bază genetică mai largă decît anterior. Practic fiecare va poseda informația genetică proprie plus informația genetică a celuilalt individ cu care s-a conjugat citologic.

Așadar conjugarea apare ca un proces de fecundare reciprocă și de renovare nucleară, în același timp fiind un fel de schiță a reproducerii sexuate. La multe ciliate fenomenul conjugării se petrece ca mai sus: doi indivizi intră în conjugare, tot doi rezultă după conjugare. În alte cazuri fenomenul este mai complicat.

Se poate pune întrebarea — dacă doi indivizi intră în conjugare și numărul lor rămîne același după conjugare, atunci care este semnificația acestui proces? Desigur că nu este un proces de înmulțire care ar însemna o mărire a numărului de indivizi rezultanți. În adevăr conjugarea este un proces de renovare nucleară, implicit a bazei genetice, ce împiedică însăși degenerarea. Ca dovadă în favoarea acestei idei putem menționa constatarea că dacă procesul conjugării nu ar avea loc, indivizii respectivi la un moment dat și-ar pierde facultatea de a se diviza și întreaga populație s-ar stinge odată cu moartea lor.

Prin urmare, procesul sexualității, în esența sa, este legat de reorganizarea bazei genetice, în timp ce procesul repro-

* Reproducerea reprezintă proprietatea indivizilor de a da naștere la urmași similari în timp ce sexualitatea este un proces legat de refacerea garniturii cromozomiale diploide a celulei ou rezultate în urma fecundării celulei sexuale femele de către cea masculă, ambele fiind haploide.

Scanned with OKEN Scanner

ducerii este legat de multiplicarea aceloraşi tipare genetice. Ambele fenomene s-au combinat încă demult în istoria evoluţiei materiei vii pe Pămînt. Aşa se face că însăşi conjugarea la unele ciliate, ca la *Paramoecium*, nu este numai un schimb de informaţie genetică ci şi o reproducere. De exemplu, la *Paramoecium* doi indivizi intră în conjugare şi rezultă opt indivizi din acest proces. Cu toate acestea este important de reţinut că la animalele unicelulare actuale, procesul sexual este relativ distinct de reproducere, în timp ce la pluricelulare ambele procese s-au cuplat atît de bine încît e greu să facem o distincţie între ele.

Dar conjugarea, ca o schiţă de fenomen sexual, mai poate furniza şi alte date interesante. În culturile de *Paramoecium* s-a observat că există două sau mai multe categorii de indivizi. Dacă se cresc într-o singură cultură doar indivizi dintr-o categorie conjugarea nu se produce. Experienţa citată a condus la concluzia că indivizii din categoriile complementare, care se pot conjuga, secretă substanţe care permit desfăşurarea procesului. Deşi astfel de substanţe zigogene au fost identificate ca structură chimică, încă nu se cunoaşte modul lor intim de acţiune care conduce la declanşarea schimbului de substanţă nucleară. De exemplu, în lista de substanţe zigogene se numără: clorura ferică, clorura de calciu, acidul piruvic. Aceste substanţe îşi exercită acţiunea în anumite concentraţii.

În afara lor, un rol important în provocarea fenomenului conjugării îl au şi alţi factori, ca reacţia chimică a mediului ori cantitatea de hrană disponibilă. Într-adevăr s-a constatat că insuficienţa substanţelor hrănitoare din cultură stimulează în cele mai multe cazuri apariţia fenomenului conjugării la ciliate. Cum s-ar putea explica în acest caz acţiunea înfometării? Se consideră că insuficienţa factorului trofic survine într-o cultură după un anumit interval de timp, în care ciliatele au consumat în cea mai mare parte alimentele. În acelaşi timp însă a crescut concentraţia substanţelor excretate. În acest fel intoxicarea ciliatelor prin substanţe excretate pare a fi răspunzătoare de declanşarea fenomenului conjugării. Oricum, fie înfometarea, fie intoxicarea, re-

Scanned with OKEN Scanner

prezintă de fapt condiţii improprii de existenţă. Aceasta subliniază odată mai mult ideea că fenomenul sexualităţii reprezintă o adaptare eficientă a speciilor de luptă împotriva pierderii vitalităţii.

Ţinînd seama de cele prezentate putem remarca imediat că reproducerea asexuată este în legătură cu transmiterea fidelă a bazei genetice. Un protozoar prin diviziune binară va da naştere la doi indivizi care îi vor semăna, iar aceştia, fiecare, la alţi doi descendenţi asemănători cu strămoşul lor, şi aşa mai departe. În schimb, reproducerea sexuată, prin faptul că implică fenomenul sexualităţii, permite ca la fiecare generaţie nouă, descendenţii unui cuplu să fie posesorii unei baze genetice relativ diferite de a fiecărui părinte în parte.

Dar reproducerea sexuată cuprinde şi o serie întreagă de dezavantaje. Astfel ea depinde de şansa de întîlnire a gameţilor, depinde de locomoţie etc., încît o parte din efortul depus de părinţi se pierde nefolosit.

Deşi reproducerea sexuată are o serie de avantaje, în anumite cazuri, mai bine zis în anumite condiţii concrete de mediu, prevalează dezavantajele. Aşa se face că la unele specii, ai căror strămoşi se reproduceau sexuat, această modalitate a fost treptat eliminată, iar procesul are loc exclusiv pe cale asexuată.

Astfel de specii sînt *secundar agame*. Să ne oprim pe scurt asupra acestui fenomen. La organismele animale fenomenul de formare a embrionului şi ulterior a adultului din ovul nefecundat este cunoscut sub numele de *partenogeneză*. Procesul este întîlnit la foarte multe grupe: la celenterate, viermi, anelide, moluşte, crustacee, insecte, arahnide, miriapode, echinoderme şi chiar la vertebrate. În multe cazuri au loc cicluri în care mai multe generaţii partenogenetice alternează cu cîte o generaţie sexuată. În alte cazuri lipsesc complet indivizii masculi, succedîndu-se numai generaţii de femele partenogenetice.

Ţinînd seama de datele analizate, fenomenul sexualităţii, prezentînd în anumite situaţii mai multe dezavantaje decît avantaje, poate fi practic eliminat prin reducerea unui sex

Scanned with OKEN Scanner

datorită selecției naturale. În acest fel agamia secundară poate fi socotită ca un fenomen adaptiv, fiind avantajos pentru speciile la care se manifestă.

Dar reproducerea multor specii nu are loc exclusiv prin una dintre cele două modalități sexuată sau asexuată. La multe organisme se întîlnesc cicluri reproductive în care alternează mai multe faze: o fază vegetativă (asexuată) și una sexuată, sau una sexuată și alta partenogenetică etc. De ce această alternanță de faze? Pentru că, pur și simplu, în decursul evoluției grupului verificîndu-se valoarea adaptativă a fiecărui tip de reproducere, s-a ajuns a se folosi, în anumite cazuri avantajele unui tip, în alte cazuri ale altui tip, fazele succedîndu-se și formînd un ciclu în viața unei generații. Cu alte cuvinte, coexistența tipurilor de reproducere diferită care alternează într-un ciclu conferă posibilități largi unei specii de a supraviețui în condiții foarte diverse, care solicită organismelor o mare plasticitate. Pentru exemplificare să analizăm ciclul de reproducere la un protozoar parazit, *Plasmodium*,* producător al bolii cunoscută sub numele de malarie. Parazitul citat are două gazde: omul și țînțarul anofel. În fiecare fază din viața sa el se reproduce, frecvența mare a fenomenului reprezentînd o adaptare prin care specia poate supraviețui, ținînd seama că are de înfruntat pericole mai mari și mai numeroase decît un organism liber.

*

* La *Plasmodium* și la alte protozoare parazite din același grup (*Sporozoare*) se succed trei faze într-un ciclu de reproducere: două asexuate (sporogonia și schizogonia) și cea de a treia sexuată (gamogonia). *Schizogoniei* îi este caracteristică formarea celulelor asexuate (schizonți) și multiplicarea lor în gazdă. În cursul *gamogoniei* iau naștere, prin diviziuni meiotice, celulele sexuate (gameții), se realizează copulația și rezultă celula ou. Faza *sporogonică* este legată de formarea celulelor asexuate (sporozoizi) sub chistul oului. Înmulțirea celulei ou sub chist permite realizarea unui număr suficient de mare de indivizi infestanți pentru ca un singur ou ajuns în gazdă să asigure perpetuarea speciei.

Scanned with OKEN Scanner

Ciclul parazitului îl putem urmări din momentul în care un țînțar înțeapă un om și îi introduce în corp un număr de indivizi de *Plasmodium*. Parazitul, pe calea sanguină ajunge într-o primă fază în ficat, pătrunzînd apoi treptat în globulele roșii. Ne putem întreba de ce nu au pătruns de la început în hematii? E posibil ca această nouă fază a ciclului, care începe prin intrarea plasmodiului în corpul uman, să necesite o hrană complexă, un fel de fortificare înaintea „marelui atac". Și celulele hepatice prin excelență oferă o astfel de hrană. Urmează apoi atacul asupra globulelor roșii. Cîte un individ intră într-o hematie, în care consumă hemoglobina și se divide schizogonic într-o rozetă de indivizi care părăsesc hematia goală și pătrund fiecare în cîte o hematie nouă. Această acțiune se repetă de un număr indefinit de ori și reprezintă de fapt o fază de hrănire specializată și de viață liniștită în condițiile unui mediu extrem de constant. Dar, după cum se știe, în culturile de *Paramoecium* ținuți în condiții optime, reproducerea asexuată încetează la un moment dat și începe să se manifeste fenomenul sexualității care reîmprospătează vitalitatea populației. Un fenomen similar se petrece și la *Plasmodium* — cantitatea mare de toxine, impurificarea treptată a mediului ar produce noilor generații o scădere a vitalității. Numai că în cazul lui *Plasmodium*, manifestarea sexualității se realizează în paralel cu faza de propagare. Astfel, în timp ce diviziunea schizogonică are un adevărat ritm, noi generații formîndu-se la un anumit interval cu o regularitate de ceasornic, indivizii sexuați nu se încrucișează imediat în sîngele omului. Este o fază de așteptare nedefinită care contrastează cu ritmul schizogoniei. Indivizii sexuați nu se încrucișează deși sînt prezenți în același mediu — în sîngele omului. Este o adaptare teribilă la urma urmei, pentru că dacă s-ar încrucișa, din ou s-ar forma noi generații asexuate care ar copleși gazda și poate ar pieri odată cu ea, și încet specia de parazit s-ar stinge odată cu gazda. Indivizii sexuați însă nu se încrucișează pînă nu sînt preluați cu picătura de sînge suptă omului de un țînțar. Indivizii schizogonici mor în sucul gastric al țînțarului, pe cînd același suc ucigător îi activează și îi trezesc la viață

Scanned with OKEN Scanner

pe indivizii sexuați. Se observă, deci, existența unei succesiuni de evenimente, care permite declanșarea reproducerii sexuate.

În sfîrșit, după un număr de diviziuni speciale de maturație sexuală, are loc fecundarea și formarea celulei ou. Aceasta, rezultată din doi părinți diferiți, va da naștere la generații noi cu vitalitatea refăcută. Oul încheie faza a doua sau faza sexuală (gamogonică), care se desfășoară în țînțar. Nu se trece însă la faza schizogonică direct pentru motivul că oul se găsește încă în țînțar, iar gazda principală care asigură condiții optime de existență a speciei este omul. Și în acest caz este vorba de o adaptare. Ea se concretizează în existența unei perioade specifice a ciclului — faza sporogonică. Abia după realizarea acestei a treia faze din ciclu se va produce propagarea spre gazda principală — omul. Și pentru că la paraziți orice fază se soldează cu creșterea numerică a indivizilor și în oul de *Plasmodium* începe activitatea. Sub membrana lui au loc diviziuni repetate; oul crește și în interior cuprinde o mulțime de indivizi. Acești indivizi îl părăsesc la un moment dat și pe calea circulației generale din corpul țînțarului ajung în glandele lui salivare. Acum totul este pregătit: este suficient ca țînțarul să înțepe un om sănătos, ca să îi introducă în sînge parazitul care produce malarie. Și în mod normal un țînțar nu înțeapă doar un singur om. Se observă deci că avem de-a face cu o adevărată fază de propagare a parazitului.

Am putea încheia aici analiza ciclului, dar ceva încă nu este clar: dacă în corpul țînțarului a avut loc fecundația parazitului și s-au format primordiile unor noi generații cu vitalitate restabilită, de ce atunci nu sînt introduse celulele ou, nedivizate, în gazda principală, omul, și mai urmează încă o fază, sporogonia? De unde această fază în care nu are loc decît o reproducere asexuată a parazitului. Care este logica existenței unei faze de reproduceri asexuate, cînd acestea s-ar putea realiza prin cîteva diviziuni suplimentare în faza următoare, schizogonia, specializată în acest sens?

Toate fenomenele biologice ar fi poate mult simplificate, dacă s-ar clădi pe principiul utilității actuale. De fapt, în

Scanned with OKEN Scanner

toate se oglindesc în cea mai mare parte și adaptări cu o utilitate trecută, folositoare cîndva în cursul evoluției, care au dus la formarea unor structuri sau formațiuni, pe care presiunea utilității prezente nu le poate înlătura imediat. De aceea trebuie să cunoaștem materialul inițial al evoluției pentru ca să nu ne așteptăm la ceva imposibil de realizat ulterior. Deci trebuie să cunoaștem strămoșii și evoluția lor.

Strămoșii lui *Plasmodium* aveau o singură gazdă, nu două. De aceea, oul format era un adevărat chist, cu o membrană groasă. În ou, sub membrana chistului, se petreceau mai multe diviziuni, ca la *Plasmodium* de astăzi. Numai că strămoșii aveau o singură gazdă. Ouăle, care erau eliminate în mediul extern, îndeplineau funcția de propagare a parazitului. Pentru aceasta era necesar ca un singur ou să fie purtătorul unui număr suficient de mare de indivizi necesar menținerii unui fond de paraziți în gazdă. De aceea s-a elaborat adaptarea de diviziune a celulei-ou sub membrana chistului și de aici a apărut această fază sporogonică.

Așa se petreceau faptele la strămoșii lui *Plasmodium*. Indivizii actuali de *Plasmodium* duc însă o viață comodă: avînd două gazde, practic nici nu iau contact cu mediul exterior. Ouăle-chist sînt ocrotite de intemperii în corpul țînțarului, așa încît membrana lor este mult mai subțire decît la strămoși. Dar sub membrană diviziunea celulei-ou are totuși loc, urmare a vechii adaptări. Utilitatea acestei adaptări strămoșești la *Plasmodium* este mai restrînsă: orice fază de înmulțire nu face decît să garanteze odată mai mult viața unei specii parazite. Deci la *Plasmodium* faza sporogonică este folosită doar sub acest aspect. S-ar fi putut chiar ca dintr-un ou să iasă un singur individ și existența lui *Plasmodium* să nu fie amenințată, pentru că propagarea o face țînțarul și nu un singur ou. Și într-un țînțar cu *Plasmodium* sînt mii de ouă ale parazitului. Selecția naturală nu a găsit însă nefavorabilă această fază de reproducere pentru a o restrînge sau a o elimina, ci din contră, a menținut-o ușor modificată, dar în linii mari ca la strămoși.

Scanned with OKEN Scanner

Iată deci, foarte sumar, cum putem explica fazele unui ciclu destul de complicat, în care întrezărim rostul atît al reproducerii sexuate cît şi asexuate. Toate cele expuse ne îndeamnă să privim fenomenul reproducerii materiei vii de pe un alt plan decît cel de pură constatare şi să căutăm mereu firul logic al întregului proces, fir logic pe care îl furnizează numai evoluţionismul darwinist.

Scanned with OKEN Scanner

VII. CIRCULAȚIA SUBSTANȚELOR ȘI TRANSFERUL ENERGETIC ÎN NATURĂ

Prezentarea caracteristicilor materiei vii s-a referit pînă acum doar la sistemul de nivel individual. Ea trebuie completată pentru sistemele biologice supraindividuale. O caracteristică importantă a acestora este reprezentată de circulația materiei și transferul energetic la nivelul sistemului biocenotic. Individualizarea unor astfel de sisteme ecologice s-a realizat prin însuși procesul de evoluție al speciilor, prin diversificarea și specializarea acestora. Apariția unor noi grupe de plante și animale a avut ca rezultat nu atît stingerea altor ramuri evolutive mai puțin perfecționate ci, de cele mai multe ori, s-a soldat cu supraviețuirea majorității speciilor. Această soluție a fost însă condiționată de o specializare ecologică din ce în ce mai strictă, ceea ce a permis o folosire intensivă a resurselor de substanță și energie dintr-un anumit areal. Intensitatea luptei pentru existență în continuă creștere odată cu apariția grupelor noi de organisme a permis evidențierea nivelului de organizare biocenotic și a condus totodată la stabilirea unor categorii ecologice fundamentale care alcătuiesc structura sistemului. Categoriile citate formează *nivelele trofice** fiind cunoscute următoarele mai importante: *producătorii primari*, *consumatorii*, *saprofagele și descompunătorii*.

Producătorii primari sînt reprezentați de plantele autotrofe capabile să sintetizeze substanțe organice din săruri minerale, apă și energie (solară sau chimică). *Consumatorii*

* Nivel trofic — specializare ecologică a organismelor pentru un tip major de hrană.

Scanned with OKEN Scanner

sînt organisme animale sau vegetale (plante parazite) a căror existenţă se desfăşoară, direct sau indirect, prin utilizarea substanţelor organice sintetizate de către producătorii primari. Consumatorii se hrănesc în general pe seama unor organisme vii. Există însă şi o categorie ecologică specială de consumatori, şi anume *saprofagele*, care sînt specializate în utilizarea ca hrană a cadavrelor animale sau vegetale. În sfîrşit, *descompunătorii*, care folosesc aceeaşi hrană ca saprofagele; au însă capacitatea de mineralizare a substanţelor organice, punînd astfel la dispoziţia producătorilor primari noi resurse minerale.

În regnul animal, specializările ecologice s-au realizat în cadrul consumatorilor şi al saprofagelor. Consumatorii sînt un grup heterogen format cel puţin din trei nivele trofice: *consumatori primari*, *secundari* şi *de vîrf*. Consumatorii primari sînt animale ierbivore, hrănindu-se cu plante. Consumatorii secundari şi de vîrf sînt carnivore; primii se hrănesc cu ierbivore, ultimii cu carnivore. De fapt delimitarea aceasta a categoriilor de consumatori este adeseori dificil de făcut dat fiind faptul că regimul de hrană al speciilor animale este foarte variat. Astfel, de exemplu, multe ierbivore sînt parţial saprofage sau consumatorii de vîrf se hrănesc şi cu ierbivore, fiind deci şi consumatori secundari.

De remarcat faptul că fiecare nivel trofic este format dintr-un număr relativ mare de specii. Acest număr este definit de posibilităţile de hrană existentă şi de gradul intensiv de folosire al acestora adică de gradul de specializare trofică al speciilor aflate pe acelaşi nivel trofic. Creşterea specializării înseamnă posibilitatea de existenţă a unui număr mai mare de specii pe baza aceleiaşi cantităţi de hrană. Este elocventă în acest sens specializarea ecologică a insectelor vegetariene terestre. De exemplu tulpina unui arbore este folosită de foarte multe specii de insecte care prin specializarea lor trofică se concurează în mică măsură. Astfel cariile (*Ipidele*) utilizează zona imediat de sub scoarţă, ceva mai în profunzime fiind zona de existenţă a larvelor de croitori (cerambicide).

Între speciile aflate pe nivele trofice diferite, datorită

Scanned with OKEN Scanner

specializărilor citate, se manifestă relații de dependență, cunoscute sub numele de *lanțuri trofice*. Un lanț trofic este format din cîte o specie pentru fiecare nivel trofic dependent. Se cunosc astfel trei tipuri de lanțuri trofice: al prădătorilor, al descompunătorilor și al paraziților. Lanțul trofic al prădătorilor este format dintr-o specie de plante, o specie de ierbivore care o consumă, un carnivor care se hrănește cu ierbivorul și un carnivor de vîrf căruia primul carnivor îi servește drept hrană. De exemplu, pe lujerii tineri de prun se pot întîlni păduchi-de-frunze (afide), care se hrănesc cu sevă elaborată; ei servesc la rîndul lor drept hrană gărgărițelor (*Coccinela*), acestea fiind mîncate de rîndunele. Lanțul trofic al paraziților este format dintr-o specie gazdă (plantă sau animal), dintr-un parazit și un hiperparazit. În lanțul trofic al descompunătorilor intră o serie de specii de ciuperci și bacterii. Fiecare specie, prin prelucrarea parțială a unei substanțe, oferă nutrimente pentru o altă specie și așa mai departe.

Datorită numărului mare de specii întîlnit pe un nivel trofic, cauzat de specializările lor ecologice, într-o biocenoză pot coexista un număr ridicat de lanțuri trofice de același tip. Speciile aflate în lanțuri trofice de același tip (de exemplu prădător) sînt însă rareori independente una față de cealaltă din cauza fenomenului de polifagie. Dat fiind faptul că aceeași specie se hrănește pe seama mai multor specii și formează hrana a mai multor consumatori, lanțurile trofice se intersectează formînd o adevărată rețea trofică. Această rețea nu asigură numai circulația materiei și transferul energetic în biocenoză ci și circulația informației în cadrul sistemului.

Circulația materiei și transferul energetic pentru o biocenoză se realizează în cadrul unui *ciclu trofic*. În figura 8 **a** este prezentat cazul general al circulației materiei într-o biocenoză. Aceleași elemente chimice execută o infinitate de circuite fiind preluate inițial de plante în sărurile minerale și apă, utilizate în sinteze de substanțe organice care, la rîndul lor sînt preluate, sub formă de hrană de către consumatori și ulterior de către descompunători care le transformă în substanțe anorganice. În tot circuitul, materia nu se pierde și

Scanned with OKEN Scanner

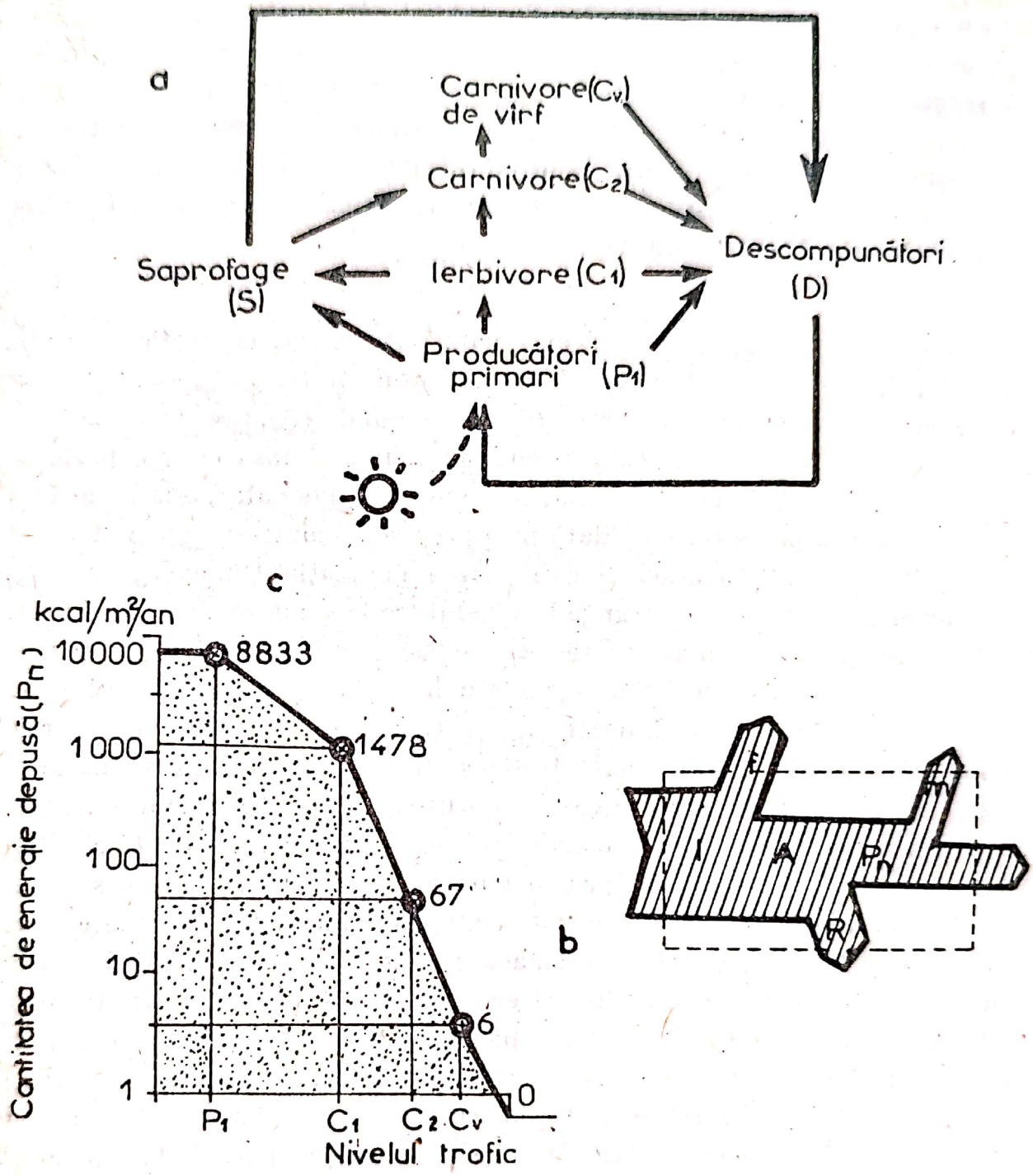


Fig. 8. — Circulaţia materiei (a), transferul energetic printr-un nivel trofic de consumator (b) şi circuitul materiei printr-o biocenoză (c); explicaţii în text, (figura c după date E. Odum, 1959).

nu se cîştigă respectîndu-se cunoscutul principiu al conservării sale. În schimb, energia fixată de către producătorii primari în substanţa organică sintetizată este utilizată doar

pentru un singur circuit. Pentru a se diferenția această situație specifică s-a utilizat un alt termen; cel de *transfer al energiei*. Epuizarea energiei la capătul unui circuit al materiei este datorată consumului său în cadrul fiecărui nivel trofic cît și pierderilor entropice reprezentate prin căldură. Deci sistemele biologice nu fac excepție de la cele două legi fundamentale ale termodinamicii.

Pentru orice populație de consumatori transferul energetic se realizează, în general, pe aceleași canale (reprezentate în fig. 8 *b*). Doar o parte din energia ingerată odată cu hrana (*I*) este asimilată (*A*), restul pierzîndu-se prin materiile neasimilate (*f*). Din energia asimilată însă doar o parte se depune sub formă de energie chimică potențială înglobată periodic în biomasă (P_n), altă parte fiind oxidată prin procese respiratorii (*R*) și utilizată în diferite activități ale indivizilor ce compun populația. Din energia stocată în biomasă, o parte nu va ajunge la nivelul trofic următor datorită mortalității unui procent din populație (*m*). În acest fel cantitatea de energie oferită nivelului trofic superior (I_n) este mult mai redusă decît cea utilizată în cadrul nivelului trofic inferior (I_{n-1}). Cunoscînd cantitatea de energie disponibilă pentru fiecare nivel trofic și făcînd raportul între mărimea acesteia aparținînd la două nivele consecutive (I_n/I_{n-1}) se poate cunoaște eficiența utilizării energiei în cursul transferului de la un nivel la celălalt. Această eficiență de transfer poartă numele lui R. Lindemann, descoperitorul în 1942 al semnificațiilor energetice ale sistemului biocenotic. Într-adevăr 100 g de scoici vii, crustacei și viermi nu sînt echivalente între ele din punct de vedere nutritiv și aceasta tocmai din cauza cantităților diferite de energie stocată în aceste biomase. În cazul scoicilor un anumit procent din biomasă este reprezentat de valve în care cantitatea de energie este aproape nulă. La fel, o parte din corpul crustaceilor este format din chitină, cu valori energetice scăzute. Deci, nu contează masa de substanță înregistrată la un anumit nivel trofic pentru a putea estima numărul de specii care se pot hrăni pe seama ei, ci cantitatea de energie stocată în această biomasă. Bineînțeles că la aceasta se adaugă și necesitatea cunoașterii eficienței de utilizare a energiei de către speciile studiate.

Cercetările ecologice care explorează domeniul energeticii populației și biocenozei folosesc metode specifice termodinamicii. Astfel, pentru a se afla cantitatea de energie stocată în biomasa unui individ, se recurge la *metoda arderii lui în bomba calorimetrică*. Desigur că pentru o populație

Scanned with OKEN Scanner

estimarea va fi mult mai dificilă şi necesită o bună cunoaştere a numărului total şi al proporţiei diferitelor categorii de indivizi (după vîrstă, sex, etc.). Pe această bază estimarea se realizează însumînd cantităţile proporţionale de energie, specifice fiecărei categorii. La un nivel trofic operaţia se efectuează pentru toate populaţiile care îi aparţin acestuia. De multe ori se poate recurge la arderea în boma calorimetrică a biomasei mai multor indivizi, ca în cazul organismelor de dimensiuni mici cum sînt cele din plancton. Operaţia de estimare a energeticii populaţiei este însă numai parţial uşurată în acest caz, dat fiind că rezultatele reprezintă valoarea caracteristică pentru o singură probă prin variaţia proporţii sexelor şi vîrstelor ce se înregistrează în timp şi spaţiu. Sub raport energetic pentru producţia netă (P_n), reprezentînd creşterea biomasei în unitatea de timp se utilizează aceleaşi metode de determinare ca şi pentru biomasă. Pentru a se estima în mod corect producţia netă şi biomasa pentru o populaţie apare necesitatea colectării unui număr semnificativ de probe, prelevate în aşa fel încît să surprindă cea mai mare parte din variabilitatea populaţiei în ce priveşte repartiţia în spaţiu a biomasei şi respectiv energiei depuse.

Aprecierea energiei stocate în producţia netă este însă o parte a întregului proces de cercetare al problemei. Din cele prezentate rezultă că $A=P_n+R$. Deci înregistrarea energiei asimilate din nivelul trofic anterior impune şi cunoaşterea cantităţii de energie pierdute prin respiraţie la nivelul trofic cercetat. Cu atît mai mult situaţia se complică dacă trebuie apreciată întreaga cantitate de energie pusă la dispoziţie de nivelul trofic anterior ştiind că $I=A+f$.

Pentru o populaţie, energia se pierde pe mai multe căi: a) prin procesele metabolice care necesită cheltuială de energie (catabolism); b) prin moartea indivizilor care nu mai sînt consumaţi de prădătorii lor; c) prin migraţia indivizilor din arealul populaţiei. Astfel se explică de ce cantitatea de energie disponibilă la fiecare nivel trofic dintr-o biocenoză scade treptat spre ultimul nivel. În figura 8 c se poate intui acest fapt în mod concret, dat fiind că datele reprezintă rezultate reale ale investigării energetice pentru o biocenoză. Ele sînt datorate cercetării energiei stocate într-un interval de timp în biomasa producătorilor şi consumatorilor de diferite nivele dintr-un izvor (Silver Spring) din Florida.

Scanned with OKEN Scanner

Scăderea disponibilităţilor energetice dinspre producătorii primari spre consumatorii de vîrf impune astfel o cantitate tot mai redusă de indivizi şi populaţii pe nivelele trofice superioare.

Relaţiile numerice citate, care se manifestă între nivelele trofice ale unei biocenoze, au fost materializate în principiul ecologic important al *piramidei trofice*. Sintetizarea acestor teze este datorată ecologului englez Charles Elton, fiind realizată în primele decenii ale secolului al XX-lea. În multe lucrări relaţiile numerice dintre nivelele trofice ale biocenozei sînt desemnate şi sub numele de *piramidă eltoniană*.

O piramidă trofică oglindeşte de fapt rezultatele investigării cantitative a nivelelor trofice pentru o biocenoză. În urma unor astfel de cercetări se constată de obicei că numărul producătorilor primari este cel mai mare iar cel al consumatorilor de vîrf este cel mai mic. Reprezentînd aceste date grafic se obţine o figură de forma unei piramide în trepte simetrică în jurul unui ax central. Prima treaptă ilustrează numărul producătorilor primari, a doua pe cea a consumatorilor primari, a treia pe a consumatorilor secundari şi aşa mai departe, piramida îngustîndu-se spre vîrf. Regulile acestei piramide sînt diametral opuse pentru nivelele de vîrf şi bază.

De exemplu, nivelele inferioare sînt caracterizate prin următoarele trăsături determinate direct sau indirect de structuralizarea citată:

— număr mare de indivizi;
— dimensiuni individuale mici;
— prolificitate ridicată;
— longevitate scăzută deci ciclu de viaţă scurt;
— biomasă totală mare prin succedarea a nenumărate generaţii pe durata existenţei unui consumator de vîrf.

Cazul tipic de aplicare al acestor teze îl constituie cel al organismelor planctonice în raport cu consumatorii de vîrf ai biocenozelor acvatice. Pentru multe biocenoze însă se manifestă excepţii de la aceste reguli. De exemplu, pentru biocenozele silvice, producătorii primari sînt reprezentaţi prin indivizi mai mari ca dimensiuni şi cu o longevitate mai

Scanned with OKEN Scanner

mare față de consumatorii lor. Dar și în cazul biocenozelor acvatice se întîlnesc astfel de excepții în ceea ce privește plantele submerse în raport cu unii fitofagi din rîndul nevertebratelor. Se înțelege de asemenea că, pentru excepțiile citate, nici regula numărului nu este certă; de multe ori există mai mulți indivizi ierbivori decît producători primari dat fiind biomasa individuală mai ridicată a acestora din urmă. Indiferent însă de aceste excepții, o regulă dintre cele citate se aplică cu consecvență și anume cea privind biomasa mai mare a unui nivel trofic în raport cu a celui superior pentru intervalul de timp egal cu longevitatea indivizilor acestuia din urmă.

Din cele cîteva date prezentate asupra circulației materiei și transferului energetic prin biocenoză se desprinde, credem, faptul că acest fenomen este extrem de important în organizarea și funcționarea sistemelor biologice pentru acest nivel de organizare. Circulația materiei și transferul energetic se desfășoară în biocenoză printr-un canal principal: cel al lanțurilor trofice aparținînd prădătorilor. Pierderile de materie și energie în raport cu acest lanț trofic sînt de două feluri: recuperabile pentru sistem (biocenoza) și nerecuperabile.

Pierderile recuperabile alimentează în principal celelalte două tipuri de lanțuri trofice: cel al descompunătorilor și cel al paraziților. De remarcat că adeseori proporția pierderilor spre lanțul descompunătorilor este extrem de mare în multe biocenoze, fapt datorat mai ales lipsei de ierbivore eficace. Această situație este cunoscută sub numele de *producție primară în exces*. Este binecunoscut cazul macrofitelor* din bălțile Deltei Dunării și Cîmpiei Române, pentru care consumatorii fitofagi sînt reprezentați exclusiv de nevertebrate care nu reușesc să utilizeze decît în foarte mică măsură biomasa oferită de acestea. În ultimii zece ani s-a încercat aclimatizarea unor specii de ciprinide chinezești care consumă macrofite (ca de exemplu: *Ctenopharyngodon idella*).

* Plantele acvatice macroscopice sînt cunoscute sub numele de macrofite.

Scanned with OKEN Scanner

Oricum utilizarea doar parţială a producţiei primare de către consumatorii primari a permis apariţia unui regim de hrană specializat cel al saprofagilor. Consumarea lor de către carnivore readuce în lanţul trofic al prădătorilor o parte importantă din excesul de producţie primară.

Pierderile nerecuperabile pentru biocenoză sînt, la rîndul lor, cel puţin de două feluri. O primă categorie o reprezintă pierderile de materie şi energie datorate emigrării unor organisme sau a transportului pasiv al acestora. Aceste cantităţi de materie şi energie sînt utilizate însă în alte sisteme ecologice. A doua categorie o reprezintă pierderile energetice datorate entropiei conform celui de-al doilea principiu al termodinamicii. Sînt cantităţi de energie pierdute definitiv pentru orice sistem deschis cu autoreglare inclusiv cele biologice.

Datorită imigrării şi transportului pasiv de organisme şi substanţe, biocenoza cîştigă la rîndul ei cantităţi de materie şi energie de la sistemele înconjurătoare.

În ansamblu se poate conchide că sistemele biologice supraindividuale, cu toată complicaţia lor structurală şi funcţională se comportă ca nişte sisteme deschise cu autoreglare participînd la schimburi de substanţe şi energie cu alte sisteme. De altfel de-a lungul canalelor prin care circulă substanţele în interiorul biocenozei, şi pe care le-am prezentat sumar în paginile anterioare, se realizează o parte importantă din ciclurile parcurse de elemente în natură (ca de exemplu ciclul azotului, carbonului, fosforului etc.) cealaltă parte desfăşurîndu-se în cadrul mediului abiotic.

Scanned with OKEN Scanner

VIII. NUMĂRUL INDIVIZILOR ŞI REGLAREA NUMERICĂ A POPULAŢIILOR BIOCENOZEI

Numărul indivizilor reprezintă o caracteristică importantă a populaţiei locale ca nivel de organizare al materiei vii, fiind o adaptare la condiţiile de existenţă ale acesteia.

Adaptarea este o stare de echilibru dinamic, fiind o caracteristică a sistemelor populaţionale (populaţie şi specie), rezultată din nenumăratele confruntări între acestea şi mediul lor de existenţă. Este cunoscut însă faptul că nu numărul indivizilor unei populaţii este constant, ci limitele între care el oscilează, adică, cu alte cuvinte nivelul numeric.

Exemple se pot observa la tot pasul în natură. Astfel, dacă se va analiza numărul de rîme care ies noaptea pe o suprafaţă de pămînt de un metru pătrat, se va constata că el variază nu numai pe parcursul unui an, dar chiar la diferenţe de 24 de ore. Va rezulta deci că numărul indivizilor oscilează între nişte limite specifice solului respectiv, perioadei din an la care se face observaţia cît şi condiţiilor climatice. De exemplu, se vor număra la un moment dat 63 de indivizi pe un metru pătrat, peste cîteva zile 91 sau numai 7. Cu toate că aceste valori sînt diferite, nivelul numeric este însă constant, adică de ordinul a 50 indivizi pe metru pătrat reprezentînd media observaţiilor cu limitele de variaţie între 7 şi 91, valorile extreme. Se poate ajunge la concluzia că fiecare populaţie are un nivel numeric caracteristic pentru că numărul indivizilor ei nu variază între zero şi infinit, ci între anumite limite specifice.

Adaptarea numerică a sistemelor populaţionale se poate exprima în două modalităţi: fie prin numărul total de indi-

vizi (sau efectivul populației), fie prin densitatea medie, adică numărul mediu de indivizi prezenți într-o unitate a spațiului (de exemplu, pe un metru pătrat de teren sau într-un volum de un metru cub de apă). Ambele valori, practic, nu rezultă din măsurare directă a probelor de teren, ci sînt obținute prin estimare. Ceea ce se înregistrează în mod concret din analiza probelor este un șir de valori desemnînd densitatea indivizilor în punctele de colectare. Media valorilor reprezintă densitatea medie pentru teritoriul studiat. Numărul total de indivizi care trăiesc în perimetrul studiat se estimează ulterior pe baza cunoașterii densității medii și a suprafeței zonei cercetate. Se înțelege de ce toate lucrările din acest domeniu pun un mare accent pe calculul cît se poate de corect al densității medii. Există un principiu general recunoscut conform căruia estimarea cît mai judicioasă a densității medii se realizează odată cu sporirea numărului de probe. Un număr mare de probe înseamnă de fapt posibilitatea de a se înregistra variabilitatea densității cît mai complet și cu frecvențe cît mai apropiate de realitate pentru fiecare clasă de valori. Cantitatea optimă de probe necesare pentru o estimare corectă variază în funcție de teritoriul studiat și de o serie de alți factori și necesită calcule și analize care depășesc cadrul lucrării de față.

Pe baza datelor citate se pot realiza estimări cu o eroare scăzută. Prin repetarea analizelor la un interval anumit este posibil să se urmărească dinamica numerică a populației, adică schimbarea în timp a valorii numerice a acesteia. Intervalul de colectare a probelor va fi, cum este și firesc, mai mic decît durata medie de viață a indivizilor. În acest caz trebuie înregistrată cel puțin valoarea unei densități medii pentru o generație. Există, desigur, și excepții: de exemplu, pentru organismele inferioare (cum ar fi bacteriile), longevitatea individuală este de ordinul minutelor, încît colectarea de probe la interval de cîteva ore exclude valorile numerice ale multor generații.

Dinamica numerică a unei populații se poate manifesta în două variante: una de modificare prin creștere sau descreștere (1), alta de menținere a unui echilibru staționar pentru o

Scanned with OKEN Scanner

anumită perioadă (2). Creşterea numerică caracterizează, în general, populaţiile biologice, care cuceresc teritorii noi de existenţă, în timp ce nivelul staţionar însoţeşte populaţii aflate în echilibru cu mediul lor, acesta fiind mai mult sau mai puţin constant. În acelaşi timp, descreşterea numerică semnifică înlăturarea indivizilor populaţiei din mediu datorită intervenţiei unor factori biotici, abiotici sau prin conlucrarea ambelor categorii.

1. Procesul de creştere numerică a populaţiei este reprezentat în ecologie prin evoluţia *curbei logistice* a cărei ecuaţie a fost descoperită în 1838, de către P. F. Verhulst. Curba are forma literei S, iniţial fiind caracterizată printr-o creştere accelerată (similară unei multiplicări exponenţiale) pînă la un punct de inflexiune, după care urmează o scădere simetrică a ritmului de dezvoltare, creşterea fiind tot mai mică. În ultima etapă se atinge un nivel numeric maxim (K) care, în medie este păstrat, reprezentînd situaţia de echilibru dinamic (fig. 9 **a**).

În înţelegerea fenomenului de creştere a sistemelor populaţionale un moment crucial l-a reprezentat anul 1798, cînd apare la Londra eseul asupra populaţiei datorat lui Thomas Robert Malthus. În cele ce urmează ne vom referi exclusiv la populaţiile biologice (animale sau vegetale).

Malthus arată că: „Populaţia, cînd nu este controlată, creşte cu o rată geometrică. Creşterea resurselor de subzistenţă are loc numai după o rată aritmetică . . . Aceasta implică o puternică şi constantă operaţie de control asupra populaţiei din cauza dificultăţilor de existenţă". Cu alte cuvinte rata geometrică de creştere a numărului de indivizi ai populaţiei este numai potenţială. Deşi, autorul citat descoperă existenţa unui nivel numeric maxim, reprezentînd plafonul dezvoltării populaţiei în funcţie de condiţiile de mediu, el nu reuşeşte să identifice curba de creştere numerică a acesteia. Au trebuit să treacă patru decenii pînă cînd P. F. Verhulst a demonstrat faptul că procesul de creştere numerică al unei populaţii în condiţii limitate de existenţă se desfăşoară după curba logistică.

Această curbă a continuat să fie studiată şi ulterior, găsindu-se noi modalităţi de exprimare a ecuaţiei ei. O formulare interesantă este dată,

Scanned with OKEN Scanner

numărul de indivizi
timpul
curba exponentială
$N_t = N_0 e^{rt}$
curba logistică
$N_t = K/(1+e^{f-rt})$
rata creșterii numerice $\frac{dN}{dt}$
rezistența mediului
K

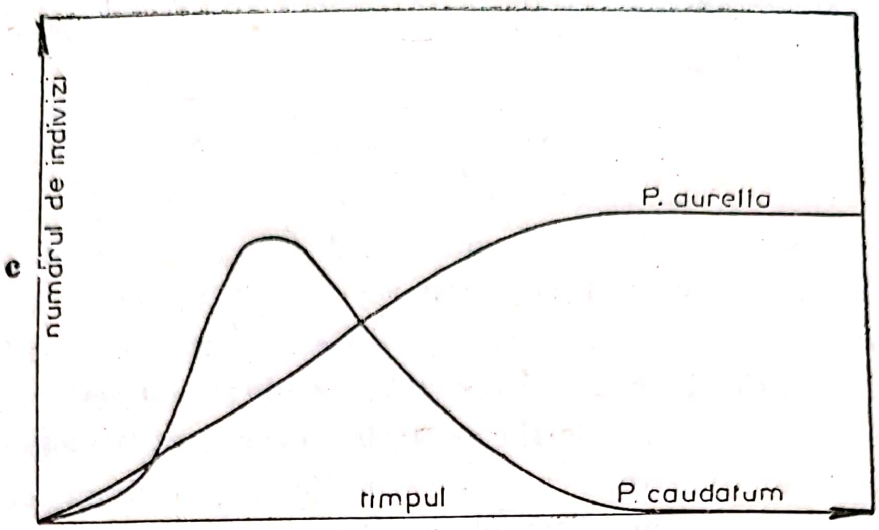
a

numărul de indivizi
timpul
Nr. de indivizi o nașcuți/vârsta de o
$R_0 = \sum l_x m_x$
l_x
m_x
M

b

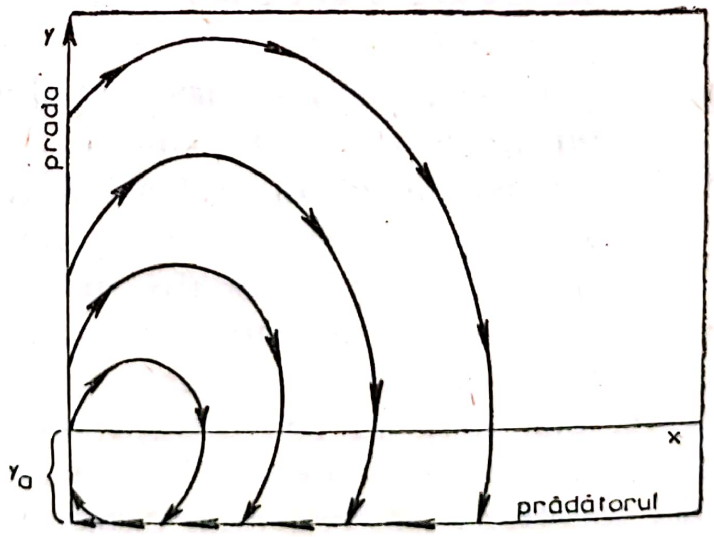
numărul de indivizi
timpul
prădătorul
pradă
x – prădătorul
y – pradă

d



c

Fig. 9. — Reglarea numerică a populaţiilor animale: **a** — Caracteristicile curbei logistice în raport cu cea exponenţială; **b** — Rata reproducţiei nete (Ro): T — durata medie a unei generaţii; M — momentul maturaţiei (alte explicaţii în text) e Concurenţa între cele două specii de *Paramoecium*; **d** Modelul Lotka-Volterra; **c** Oscilaţiile relaxate: y_a — pragul concentraţiei pradă (după Gause, Slobodkin etc.).



e

în anul 1920, de către Raymond Pearl și Lowell J. Reed. Ecuația identificată are următoarea formă:

$$N = \frac{Be^{at}}{1 + ce^{at}}$$

unde N este numărul indivizilor populației după ce s-a scurs un timp egal cu t de la începutul fenomenului de creștere; e este baza logaritmilor naturali avînd valoarea de 2,71824 . . . , iar a, b și c sînt trei parametri specifici populației și situației în care se dezvoltă creșterea numerică a acesteia.

Referitor la cei trei parametri caracteristici ecuației de creștere logistică a populației, ne putem întreba care este semnificația lor din punct de vedere biologic. Articolul lui Pearl și Reed, din 1920, nu dă explicații din acest punct de vedere. Răspunsul a fost dat abia după anul 1930, prin studiile efectuate de către cercetătorul sovietic G. F. Gause asupra creșterii în laborator a unor populații de protozoare ciliate și ciuperci din grupul drojdiilor. Rezultatele cercetărilor întreprinse s-au concretizat printr-o serie de articole și prin lucrarea: „Lupta pentru existență" (1934), care a adus celebritatea autorului ei.

Parametrul notat cu litera a, este, după Gause, coeficientul de multiplicare, reprezentînd potențialul de reproducere al unui individ într-o unitate de timp, de exemplu pentru protozoare o zi. Același autor introduce pentru valoarea maximă a lui N pentru o cultură pură, notația de K. Ceilalți doi parametri din ecuația Pearl-Reed, b și c, sînt legați prin semnificație de K, raportul $b : c$ fiind egal cu K. Acest număr maxim de indivizi al populației reprezintă expresia numerică a stării de echilibru dinamic pe care o atinge sistemul populațional, cînd indivizii unei specii se dezvoltă într-o cultură fără alte specii (cultură pură).

Rezultatele experiențelor lui Gause au adus și alte date interesante care au aruncat o altă lumină asupra curbei logistice. Astfel, el constată, că în aceleași condiții de hrană, o populație în cultură pură atinge valori maxime (K) mai ridicate decît două populații prezente în aceeași cultură. Empiric, fenomenul era cunoscut anterior. Este știut faptul că, dacă două specii se hrănesc pe baza aceleiași resurse nutritive, ele intră în concurență încît nici una nu profită de hrană în întregime. Pentru prima dată însă Gause fundamentează teoretic acest fenomen indicînd principiul de

bază şi modalităţile de măsură. Principiul lui Gause se poate formula pe scurt astfel: două specii nu pot ocupa aceeaşi *nişă ecologică* în acelaşi timp. Noţiunea de nişă ecologică a fost introdusă anterior, de către Elton, astăzi fiind încă foarte controversată. În termeni mai generali ea poate fi definită ca „profesiunea" speciei respective, adică funcţiile pe care aceasta le îndeplineşte în biocenoză. De exemplu speciile vegetariene prezintă modalităţi de hrănire foarte diferite. Unele pasc iarba, altele sfredelesc în interior plantele. Ambele categorii de animale se hrănesc cu producători primari ocupînd însă nişe diferite.

Deci, după Gause, dacă două specii au acelaşi regim de viaţă şi aceleaşi modalităţi de procurare a hranei, trăind bineînţeles în acelaşi teritoriu, ele se vor concura pînă la eliminarea uneia dintre ele. Experienţele s-au făcut pe două populaţii de protozoare ciliate aparţinînd genului *Paramoecium*; o populaţie de *P. caudatum* alta de *P. aurelia*.

Deoarece analiza fenomenului presupune a se începe de la utilizarea hranei, numărul indivizilor celor două populaţii nu dă prin el însuşi suficiente indicaţii. În adevăr Gause înregistrează faptul că un individ de *P. aurelia* are o biomasă cam de trei ori mai mică decît *P. caudatum*. Din această cauză Gause recurge la calculul „volumului" ocupat de fiecare populaţie, ceea ce îi oferă posibilităţi de a echivala biomasele realizate. Cu toată această transformare, în cultură pură cele două populaţii ating „volume" maxime inegale; *P. aurelia* 105 unităţi de volum în timp ce *P. caudatum* doar 64. Inechivalenţa rezultă din diferenţa de hrană pe care o consumă o aceeaşi unitate de volum a uneia şi celeilalte specii. Astfel, o unitate de volum de *P. caudatum* consumă de 1,64 ori mai multă hrană decît *P. aurelia* indivizii primei specii avînd deci o eficienţă de asimilare mai redusă. Aşa se explică de altfel de ce populaţia de *P. aurelia*, în cultură mixtă, creşte ca volum mai repede. De altfel, după calculele lui Gause, însuşi coeficientul de multiplicare (*a* în ecuaţia Pearl-Reed) a acestei specii este de aproape o dată şi jumătate mai mare ca cel al lui *P. caudatum*.

Cunoaşterea consumului specific de hrană ca şi coeficientul de echivalenţă al biomasei permite calculul numărului de indivizi existenţi la un moment dat în cultură sub forma numărului de indivizi ai unei specii. De exemplu Gause a găsit în a cincea zi, în cultură mixtă, 25 unităţi de

Scanned with OKEN Scanner

volum de *P. caudatum* și 65 de *P. aurelia*. Pentru a afla volumul total ocupat de *P. aurelia*, dacă ar fi utilizat singur întreaga hrană, este necesar să se „transforme" volumul ocupat de populația de *P. caudatum* în volumul pe care l-ar ocupa populația speciei concurente la care trebuie adăugat volumul propriu-zis al acesteia. În acest caz, dacă notăm cu V-volumul total al populației de *P. aurelia* în cultura pură, V_a — volumul ocupat de *P. aurelia* în cultura mixtă și V_c — volumul populației de *P. caudatum* în cultura mixtă, se obține următoarea relație:

$$V = V_a + V_c \cdot 1{,}64$$

$$V = 65 + (25 \cdot 1{,}64)$$

$$V = 106$$

Deci, în cultură sînt circa 106 unități de volum ocupate de populația de *P. aurelia*. Cum $K = 105$ înseamnă că în ziua a cincea s-a atins plafonul dezvoltării cantitative al ambelor populații. Cunoscînd cîte unități de volum reprezintă un individ de *P. caudatum* sau *P. aurelia* se poate transforma rezultatul în numărul de indivizi al unei sau celeilalte populații. Dar nu acest calcul simplu ne interesează. Important este de reținut că, în cazul în care în cultură se găsește nu o singură populație ci două, valoarea specifică a lui K (pentru fiecare din populații) va fi mai mică decît cea obținută în cazul unor culturi pure.

Dar se pare că un sistem populațional nu crește numeric exclusiv după o curbă logistică. Încă din 1928 datele obținute de către Royal Chapman, prin creșterea în laborator a unei populații de *Tribolium confusum* (un mic coleopter), demonstrează acest fapt. Deși Chapman nu se ocupă de forma curbei de creștere, analiza rezultatelor sale indică o ecuație logaritmică. În 1954 cercetările lui Lawrence Slobodkin, efectuate pe populații de *Daphnia* (purici de baltă), aduc o nouă dovadă a ideii citate. Populațiile studiate, în cultură pură, prezintă vîrfuri de creștere după care urmează reechilibrări numerice la nivele coborîte. Slobodkin urmărește aceste populații pe o durată de aproape un an (deci un număr mare de generații) și conchide că ele nu ating o situație de echilibru numeric stabil.

Scanned with OKEN Scanner

2. Cea de-a doua modalitate de manifestare a dinamicii populaţionale o reprezintă *echilibrul numeric*. După popularea unui teritoriu, adică după faza de creştere numerică, indivizii unei specii se menţin mai mult sau mai puţin la un nivel constant, deşi o mare parte dintre ei mor fiind înlocuiţi de alţii. Luînd ca un caz concret creşterea după curba logistică, momentul atingerii nivelului numeric staţionar (K), indică începutul fazei de echilibru dinamic. Trebuie de subliniat faptul, menţionat anterior, că, pentru condiţii de mediu neschimbate, K nu este reprezentat de o valoare numerică staţionară, ci este o variabilă într-un domeniu relativ limitat de valori. Amplitudinea de variaţie a lui K pentru condiţii constante de mediu se datoreşte fenomenelor demografice populaţionale. Desigur că niciodată indivizii care mor nu sînt înlocuiţi exact în momentul dispariţiei lor şi exact cu acelaşi număr. Se produc unele decalaje în timp în ceea ce priveşte înlocuirea indivizilor dispăruţi şi însuşi numărul de indivizi ai noii generaţii (sau noilor generaţii) nu este egal cu al celor morţi. Dacă la aceste cauze interne, proprii populaţiei, adăugăm faptul că mediul extern nu se păstrează neschimbat, uneori nici în intervale scurte de timp, înţelegem că sînt suficient de mulţi factori care provoacă variaţii numerice populaţiilor animale, vegetale sau microbiene. Cu toate acestea, aşa cum menţionam mai sus, pentru fiecare populaţie, în condiţii concrete, se pot desemna limitele amplitudinii de variabilitate frecventă a numărului. Cu alte cuvinte, în cele mai multe cazuri ne putem aştepta ca numărul de indivizi sau densitatea medie să fie cuprinsă într-un interval bine definit. Am văzut în exemplul de la începutul acestui capitol că numărul de rîme care sînt găsite pe un metru pătrat de sol variază între valorile extreme de 7 şi 91. Fenomenul variabilităţii numerice între anumite limite specifice unei populaţii este cunoscut în ecologie sub numele de oscilaţii. Dacă, în mod normal, numărul de indivizi nu depăşeşte valorile citate, în unele cazuri se constată însă mari variaţii în afara acestui domeniu de valori. Aceste variaţii accidentale, deci cu frecvenţă redusă şi amplitudine mare în comparaţie cu primele, au fost desemnate prin termenul de fluctuaţii.

Scanned with OKEN Scanner

Deci o populaţie care a atins starea de echilibru dinamic este departe de a prezenta o valoare numerică constantă.

Este firesc să începem această prezentare cu curba de supravieţuire. Desigur că nu toţi noii născuţi ajung pînă în faza de maturitate şi reproducere. De proporţia de indivizi, faţă de restul populaţiei, care ajung în această fază, depinde în primul rînd efectivul viitoarei generaţii. În ecologie această proporţie este înregistrată în aşa-numita „tabelă de viaţă" (*life table*) în care sînt înscrise pe de o parte vîrsta, pe de alta proporţia de supravieţuitori. Datele obţinute pot fi trecute pe un grafic a cărui abscisă înregistrează timpul (respectiv vîrsta) iar ordonata-valoarea corespunzătoare din tabela de viaţă. Graficul obţinut reprezintă curba de supravieţuire.

Dar nu numai proporţia de supravieţuitori (l_x) este importantă pentru viitorul efectiv al populaţiei. Un rol deosebit îl joacă şi numărul de indivizi femeli la care dă naştere un individ femel. Aceasta desigur în cazul speciilor cu sexualitate; în cazul reproducerii asexuate contează numărul de descendenţi la care dă naştere un individ. În ambele situaţii numărul de descendenţi la care dă naştere un individ matur este diferit în funcţie de vîrsta sa ceea ce este exprimat prin noţiunea de rata fecundităţii specifică vîrstei (m_x).

Pînă în momentul de faţă avem două importante noţiuni: l_x (proporţia de supravieţuitori specifică vîrstei) şi m_x (rata fecundităţii specifică vîrstei). În cele două cazuri indicele x marchează vîrsta, ea putînd fi diferită (x_1, $x_2, \ldots, x_n$). Dacă pentru fiecare vîrstă se face produsul $l_x m_x$, bineînţeles din momentul reproducerii cînd se înregistrează valori pentru m_x mai mari decît zero, se obţine un şir de valori care indică cîţi descendenţi pe întreaga populaţie apar la diferite vîrste ale părinţilor (fig. 9, *b*). Suma acestor valori reprezintă gradul în care numărul de descendenţi egalează numărul părinţilor. Această sumă de produse este cunoscută sub numele de *rata reproducţiei nete* (R_0). Cu alte cuvinte se obţine următoarea ecuaţie:

$$R_0 = l_{x_1} m_{x_1} + l_{x_2} m_{x_2} + \ldots + l_{x_n} m_{x_n}$$

sau: $R_0 = \Sigma l_x m_x$

Prin Σ (sigma) se desemnează operaţia de însumare.

R_0 poate avea trei categorii de valori. Dacă R_0 este mai mic decît 1 adică cuprins între 1 şi zero, populaţia este în descreştere numerică. Dacă

Scanned with OKEN Scanner

este egal cu 1, nivelul numeric este staţionar iar dacă este mai mare, populaţia este în creştere.

Rata reproducţiei nete este de fapt un raport între numărul de indivizi ai populaţiei pentru noua generaţie (N) faţă de generaţia anterioară (N_0). Adică:

$$R_0 = N/N_0$$

Cu alte cuvinte, cunoscînd efectivul populaţiei şi calculînd rata reproducţiei nete, produsul R_0N_0 desemnează nivelul numeric al populaţiei în generaţia următoare.

Deci, pe baza cunoaşterii datelor citate se poate face o estimare a dinamicii numerice a populaţiei de la o generaţie la alta. Desigur că un astfel de calcul presupune intervenţia unui aparat matematic mult mai complicat faţă de schiţa sumară prezentată. În plus o serie de date, chiar în cazul utilizării tuturor mijloacelor matematice, sînt preluate ca valori aproximative ceea ce face dificilă aprecierea cantitativă exactă a populaţiei.

Încă din 1859, în celebra sa lucrare „Originea speciilor", Darwin arată că în natură asupra unei populaţii acţionează trei categorii importante de factori de selecţie: factorii intraspecifici (A.), cei interspecifici (B.) şi cei abiotici (C.). Deşi pînă astăzi s-au acumulat o serie de fapte noi şi au apărut diferite clasificări privind factorii de selecţie referitoare la nivelul numeric populaţional, concepţia lui Darwin în această privinţă rămîne necontestată. Să analizăm deci cele trei categorii de factori darwinieni din punctul de vedere actual.

A. *Factorii intraspecifici* de reglare numerică cuprind în mod concret un singur tip de interacţiune: concurenţa dintre indivizii aceleiaşi populaţii. Varietatea formelor de manifestare este însă extrem de largă.

a. Situaţia cea mai clară a interacţiunii directe între indivizii aceleeaşi populaţii avînd ca rezultat realizarea unui anumit nivel numeric este întîlnită în cazul *canibalismului*. Această modalitate de realizare a concurenţei intraspecifice este des întîlnită în lumea animală fiind studiată pe cale experimentală la insecte. Rolul de autoreglare numerică a populaţiei prin canibalism a fost analizat prima dată de către

Royal N. Chapman prin experiențele pe *Tribolium confusum* pe care le-am citat mai sus. Datele au fost publicate în articolul intitulat: „Analiza cantitativă a factorilor de mediu", în anul 1928 în cunoscuta revistă americană „Ecology". Cercetătorul constată că fenomenul de canibalism este direct proporțional cu densitatea populației. Cu cît sînt mai mulți indivizi pe gram de substrat nutritiv cu atîta posibilitatea ca adulții să-și mănînce propriile ouă, larve sau pupe este mai mare. În acest fel, la nivelul numeric maxim (*K*), adulții cînd se hrănesc distrug incidental suficient de mulți juvenili încît anulează creșterea populației menținînd-o la un nivel constant. Fenomenul de autoreglare prin canibalism este posibil în cazul de față datorită faptului că adulții își depun ponta în hrană încît la eclozare larvele au posibilități imediate de nutriție. Pe de altă parte însă, prin ingerarea hranei, adulții distrug un număr de ouă, larve sau pupe, cu atît mai mare cu cît densitatea lor este mai mare, deci cu cît sînt mai frecvente în mediul nutritiv.

Un tip de interacțiune directă între indivizii aceleiași populații relativ similar cazului anterior a fost înregistrat la algele verzi, la care se produce o inhibare reciprocă prin secreții de substanțe. Acești inhibitori se află în cantitate mai mare în apă cînd densitatea algelor este mai mare. La un anumit nivel numeric populația nu va mai putea crește din cauza concentrației ridicate de inhibitor.

b. O modalitate de autoreglare intraspecifică oarecum indirectă, a nivelului numeric populațional se realizează *prin intermediul hranei*. Exemplul cel mai cunoscut poate este cel al autoreglării unei populații de păsări — striga (*Tyto alba*) — care a fost studiat de către ornitologul englez David Lack, caz citat în lucrarea sa „Reglarea naturală a numărului animalelor" (1954). Striga depune circa șapte ouă la interval de două zile unul de altul. Clocitul începe însă imediat după depunerea primului ou. Aceasta face ca primul pui să fie cu aproape două săptămîni mai dezvoltat decît ultimul și să existe un șir aproape continuu de mărimi de la primul (cel mai mare) la ultimul (cel mai mic). În acest fel, atunci cînd adulții aduc hrană (șoareci), primul, mai pu-

10.14

ternic, reușește să mănînce pe săturate. Abia după ce acesta nu își mai revendică drepturile, al doilea, acum cel mai puternic în competiție, se hrănește cu prada adusă de părinți. Ultimul se poate hrăni deci numai după ce toți ceilalți pui mai mari s-au săturat. Dacă hrana este suficientă în anul respectiv, toți puii se pot hrăni și ajung la maturitate; dacă este deficitară mor pe rînd de inaniție de la ultimul spre primul. Adaptarea este extrem de eficientă în anii cu pradă insuficientă pentru hrana tuturor puilor; dacă puii ar fi egali ca forțe aceasta ar însemna ca nici unul să nu ajungă un adult normal dezvoltat, ceea ce ar primejdui existența populației și a speciei.

În afara relațiilor intraspecifice populația poate fi reglată de către celelalte populații ale biocenozei (relații interspecifice) sau de către mediul abiotic. Din punctul de vedere al teoriei sistemice ambele tipuri de reglare numerică se datoresc funcționării unor sisteme superioare (respectiv biocenoza și ecosistemul) în care populația se încadrează ca un subsistem.

B. *Relațiile interspecifice* îmbracă forme foarte diferite. Profesorul Eugene P. Odum a avut fericita inspirație a unei notații foarte succinte pentru caracterizarea acestora, așa cum apare în cunoscutul său tratat: „Bazele ecologiei" (1959). Cele două populații aflate în interacțiune se notează cu A și B ca aparținînd la specii diferite. Rezultatul interacțiunii sau lipsei acesteia poate îmbrăca trei aspecte pentru fiecare dintre cele două populații: „+" (creșterea numerică), „—" (descreșterea numerică) și „0" (lipsa vreunei modificări). În acest fel, în puține semne se înregistrează fenomenul în toate variantele posibile. Pe lîngă notația specială, meritul clasificării lui Odum îl reprezintă claritatea tipurilor. Astfel el înregistrează următoarele opt tipuri de interacțiuni:

1. *Neutralismul*: cele două populații sînt neafectate atît cînd indivizii vin în contact cît și atunci cînd relația lipsește. Deci: A=0, B=0 pentru ambele variante. Este poate cazul cel mai rar întîlnit în natură, aproape toate speciile fiind în dependență indirectă una de cealaltă.

Scanned with OKEN Scanner

2. *Concurența*: populațiile au aceleași cerințe (nișă ecologică comună). Se înregistrează astfel A=0, B=0 la lipsa interacțiunii și A=—, B=—, cînd cele două interacționează. Conform principiului lui Gause, citat anterior, populația cea mai afectată este eliminată din nișe. Este posibil ca speciile să convieţuiască şi eliminarea să nu se producă dacă intervine un factor de refugiu aşa cum vom arăta în cele ce urmează.

3. *Protocooperația*, relație favorabilă partenerilor, dar neimplicînd adaptări morfo-fiziologice speciale ale acestora. Pe această bază nu se realizează o dependență a lui A și B care pot exista și separat fără a fi afectați. Deci: la lipsa interacțiunii A=0, B=0, iar cînd aceasta se manifestă A=+, B=+.

4. *Mutualismul* sau *simbioza*, reprezentînd o treaptă mai avansată a protocooperației, existînd adaptări speciale ceea ce face ca relația să fie obligatorie pentru A și B, fiind favorabilă. În acest fel dacă lipsește interacțiunea: A=—, B=—, iar dacă este prezentă A=+, B=+.

Cele patru relații citate sînt simetrice, adică pentru ambii parteneri efectul este același dacă ei se interacționează sau nu. Următoarele patru au rezultate diferite pentru A și B.

5. *Comensalismul*, relație în care A (comensal) beneficiază de pe urma lui B (gazdă), fără a-l afecta, fiind în acest fel obligatorie și favorabilă pentru A. Deci, dacă lipsește interacțiunea: A=—, B=0, iar dacă se manifestă: A=+, B=0. Adică gazda este neafectată.

6. *Amensalismul* sau antibioza, relație în care A (amensal) este inhibat de către B (inhibitor) prin secreții de substanțe, ceea ce-i permite acestuia din urmă dezvoltarea numerică normală. În acest fel, la lipsa interacțiunii se înregistrează A=0, B=0, iar la prezența ei: A=—, B=0. Exemplul cel mai cunoscut este al secreției de penicilină de către *Penicillium notatum*, care inhibă dezvoltarea numerică a unor bacterii patogene (stafilococi), prin distrugerea lor. Descoperirea aceasta, realizată de către Alexander Fleming în anul 1929, a deschis medicinii, începînd din anul 1942 cînd s-a obținut penicilină purificată, drumul tratamentului prin antibiotice.

Scanned with OKEN Scanner

Am putea considera antibioza ca o relaţie de prădătorism sau parazitism ineficient (cel puţin teoretic), deoarece A tinde să-l folosească pe B ca sursă de hrană şi nu reuşeşte.

7. *Parazitismul*, relaţie în care A joacă rolul de parazit care îl foloseşte trofic pe B (gazdă) fără să-l omoare. În această relaţie s-au realizat adaptări specifice în ceea ce-l priveşte pe A, încît pentru el interacţiunea este obligatorie şi favorabilă, în timp ce B este inhibat. Astfel, la lipsa interacţiunii se înregistrează: A=—, B=0, iar la prezenţa ei: A=+, B=—.

8. *Prădătorismul* este similar parazitismului cu excepţia faptului că prădătorul (A) îşi omoară prada (B). În ambele cazuri este vorba de nivele trofice diferite: A fiind consumator de un ordin superior faţă de B.

În lumea animală trei dintre cele opt tipuri par a fi mai eficiente în sensul inhibării dezvoltării numerice a populaţiilor: relaţiile de concurenţă, parazitism şi prădătorism.

Un caz clasic de reglare numerică populaţională prin *concurenţă interspecifică* l-am citat în paginile anterioare referitor la două specii de ciliate: *Paramoecium caudatum* şi *P. aurelia*. Concurenţa se desfăşoară în două faze (fig. 9 *c*). În prima parte a intervalului, existenţa unei abundenţe a hranei (o anumită densitate a acesteia) stimulează creşterea mai rapidă a populaţiei de *P. caudatum* pînă cînd cantitatea de hrană scade ca densitate sub o valoare limită prin înmulţirea numărului de indivizi consumatori. Din acest moment *P. caudatum* consumator mai puţin eficient nu mai este avantajat, iar specia concurentă se dezvoltă rapid pînă ce ambele ating plafonul numeric determinat de hrana existentă. Odată cu aceasta începe a doua fază a concurenţei în care o specie înlocuieşte treptat pe cealaltă. Deşi volumul total al populaţiilor rămîne constant, *P. aurelia* elimină pe *P. caudatum*, prin faptul că prezintă un coeficient de multiplicare mai ridicat. În acest fel indivizii care mor din ambele populaţii nu sînt înlocuiţi în mod proporţional prin descendenţi, deoarece apar mai mulţi indivizi noi de *P. aurelia*.

Concurenţa interspecifică a fost studiată şi la alte organisme animale. Astfel, în 1946, Crombie urmăreşte acest fenomen la două specii de coleoptere: *Tribolium confusum* şi

Scanned with OKEN Scanner

Oryzaephilus surinamensis, ambele avînd făina de grîu ca mediu nutritiv. Prin faptul că indivizii larvari de *Tribolium* sînt mai mari şi mai viguroşi deranjînd activitatea concurenţilor, aceştia din urmă sînt eliminaţi neavînd posibilitatea de înpupare. Dacă însă se introduce o modalitate de refugiu pentru *Oryzaephilus*, ambele specii convieţuiesc. Refugiul, factor deci important în evoluţia concurenţei, a fost reprezentat în experienţa citată prin tuburi subţiri care permit intrarea larvelor de *Oryzaephilus* şi le opresc pe cele de *Tribolium*. În raport cu experienţele lui Gause, introducerea refugiului face ca fenomenul concurenţei să se desfăşoare doar în prima fază; înlocuirea concurentului mai slab nu mai are loc acesta fiind protejat de refugiu. Nivelul lui numeric este limitat deci de capacitatea de adăpost a refugiului.

O altă modalitate de reglare numerică eficientă se realizează prin *prădătorism*. Ecuaţiile unei astfel de reglări au fost formulate succesiv şi independent în 1920 şi 1926 de către A. J. Lotka şi respectiv V. Volterra. Caracteristica acestor ecuaţii este proprietatea de repetare periodică a valorilor. Adică echilibrul numeric între populaţia prădătorului şi prăzii este oscilant între anumite limite, valurile repetîndu-se la intervale egale. Dacă pe abscisă se trece efectivul prădătorului (x), iar pe ordonată cel al prăzii (y) se obţine un grafic de forma unui cerc. Notînd distanţa de la punctul cel mai apropiat de ordonată cu α şi de la punctul cel mai apropiat de abscisă cu β, se poate constata următoarea variaţie a valorilor lui x şi y:

Timpul	Prădătorul (x)	Prada (y)
1	$\alpha+r$	$\beta+2r$
2	$\alpha+2r$	$\beta+r$
3	$\alpha+r$	β
4	α	$\beta+r$

Cu r s-a notat raza cercului, iar cele patru momente în ordinea în care apar prin mişcarea acelor de ceasornic pornind de la ora douăsprezece la interval de cîte un sfert de cerc. Se observă că maximum de indivizi pradă ($\beta+2r$) apar cu un sfert de perioadă anterior maximului indivizilor prădători ($\alpha+2r$). La fel minimele şi celelalte două momente de valori intermediare sînt decalate similar. Din punct de vedere biologic acest fapt este explicabil: numai după dezvoltarea populaţiei pradă se dezvoltă masiv prădătorul prin existenţa unui surplus de hrană iar prădătorul scade numeric numai după scăderea hranei, respectiv a prăzii etc.

În realitate o astfel de curbă „clasică", Lotka-Volterra, este mai mult teoretică (fig. 9 **d**). Se pare că interacţiunea pradă-prădător se înscrie numeric mai ales sub forma *oscilaţiilor relaxate* (fig. 9 **e**). Acest tip de evoluţie cantitativă a două populaţii aflate pe două nivele trofice diferite (pradă-prădător) a fost descris şi definit de către G. F. Gause (1934). Oscilaţiile relaxate le putem caracteriza succint ca prezentîndu-se sub forma unui arc de cerc. Drumul lor depinde de o cantitate minimă a prăzii numită de cercetătorul citat *prag de concentraţie*. Dacă prada este insuficientă (deci valoarea lui y este sub pragul de concentraţie), densitatea prădătorului scade rapid. Dacă prada este mai abundentă ea este treptat diminuată în timp ce prădătorul creşte numeric. Maximum de indivizi ai prădătorului este înregistrat, mai mult sau mai puţin, cînd curba intersectează abscisa, deci la valoarea zero a prăzii. Ulterior graficul se desfăşoară în lungul abscisei către origine, atingînd acest punct odată cu dispariţia ultimului prădător mort de inaniţie. Trebuie să semnalăm faptul că Gause a studiat experimental interacţiunea între protozoare ciliate: prada fiind formată din indivizi de *Paramoecium*, iar prădătorul — *Didinium*.

În cazul studierii experimentale a prădătorismului nu asistăm la evoluţia citată de Lotka şi Volterra din cauza faptului că, dacă prădătorul este în contact direct cu prada o consumă în totalitate. Acest fapt a fost înregistrat în culturile de protozoare studiate de Gause. În natură însă prada supravieţuieşte din cauza existenţei de refugii în care se

poate reface. Şi în acest caz, prin intervenţia factorului citat (adică refugiul), expresia matematică diferă de cea a lui Lotka şi Volterra. Şi cu toate acestea nu trebuie să uităm realizările celor doi cercetători: fără ipoteza lor de pionierat nu s-ar fi realizat un progres în problemă. De altfel pornind de la rezultatele ipotetice citate Volterra a reuşit să definească un extrem de important principiu ecologic care îi poartă numele. Conform acestuia, acţiunea unui factor distructiv de valoare medie pentru pradă şi prădător are ca rezultat dezvoltarea numerică a prăzii. De multe ori *principiul lui Volterra* este uitat de practicieni avînd rezultate catastrofale: un insecticid în loc să distrugă dăunătorul căruia îi este adresat, afectează pe consumatorii acestuia (insecte carnivore, păsări etc.), iar efectul este nescontat: dăunătorul se dezvoltă numeric. Distrucţia mai accentuată a consumatorilor de ordin superior este datorată puterii de refacere mai reduse a populaţiilor lor legată de longevitatea mai mare a indivizilor, de numărul mai mic de descendenţi etc.

C. În paginile anterioare ne-am referit la acţiunea reglatoare a interacţiunilor intra- şi interspecifice. Dar în afara factorilor biotici un rol deosebit îl joacă şi *mediul abiotic*. Acesta este format dintr-o multitudine de factori (lumină, temperatură, compoziţie chimică şi reacţie a mediului etc.) care se interacţionează creind practic o infinitate de modalităţi de acţiune.

În termeni foarte generali un factor abiotic sau un complex de factori abiotici pot acţiona în două feluri.

O primă modalitate de acţiune se realizează în cazul în care indivizii speciei studiate nu se vor dezvolta, matura şi reproduce, factorii abiotici sînt neprielnici şi acţionează limitativ (ca o barieră). Este cunoscut faptul că un mare număr dintre factorii fizicochimici sînt zonaţi pe glob în funcţie de latitudine, altitudine (pentru zone montane) sau adîncime (pentru mări şi oceane). În astfel de cazuri arealul speciei este circumscris de izoliniile care înscriu valorile extreme ale factorului tolerat. De exemplu, dintre insectele din grupul

Scanned with OKEN Scanner

termitelor, iubitoare de căldură (termofile), *Reticulitermes lucifugus* atinge latitudinea cea mai înaltă pînă în țara noastră. Limita ei nordică coincide cu izoterma anuală de +11°C.

A doua modalitate de acțiune a unui factor abiotic este în legătură cu amplitudinea de toleranță pe care o are specia studiată. Amplitudinea delimitează un întreg șir de valori mărginite de maxima și minima tolerată. Unele specii au o amplitudine mai largă de toleranță fiind euribionte, altele, pentru același factor tolerează o gamă mai restrînsă de valori fiind stenobionte.

Această modalitate de acțiune a factorilor abiotici este definită de principiul lui Darwin. Conform acestuia, în cazul în care un factor de mediu este tolerat el nu acționează direct asupra unei specii, ci indirect prin potențarea sau inhibarea dezvoltării numerice a altor specii. Cu alte cuvinte acțiunea factorilor abiotici, în acest caz se manifestă indirect prin intermediul relațiilor interspecifice.

Un exemplu teoretic permite înțelegerea mai clară a acestei probleme. Un cercetător care colectează probe dintr-o localitate întîlnește în mod frecvent de exemplu două specii: A și B. Ambele fiind prezente în probe printr-un număr mare de indivizi, înseamnă că se tolerează în bune condiţiuni acțiunea factorilor locali. Dacă cercetătorul își lărgește arealul de colectare a probelor spre nord, el va constata poate cu surprindere că specia A, care avea în prima localitate o abundență mai mică, crește din acest punct de vedere în paralel cu scăderea valorilor lui B. Dacă situația se confirmă odată cu explorarea unor latitudini mai înalte, cercetătorul va trage concluzia că scăderea treptată a temperaturii este cauza scăderii abundenței speciei B. Lucrurile nu se petrec însă atît de simplu și acest fapt îl înțelegem mai bine prin prisma experiențelor lui Gause asupra concurenței. Astfel factorul termic este tolerat în bune condiţiuni de ambele specii citate (A și B). Dar, în urma presiunii pe care o exercită lupta pentru existență, o cît de mică diferență de toleranță înseamnă un cîștig pentru o specie față de concurentul său. În cazul menționat specia B are un optim de toleranță deplasat ușor spre valori termice mai ridicate față de specia A.

Scanned with OKEN Scanner

În acest fel, spre nord, specia A are un avantaj față de specia B.

Deci, foarte schematic, se poate spune că factorii mediului abiotic acționează fie dur, împiedicînd existența unei specii cînd aceasta nu îi tolerează, fie indirect (în cazul tolerării lor) prin concurenții acesteia pe care îi potențează ca dezvoltare numerică, avînd ca efect o multitudine de nivele numerice ale speciei în cadrul arealului său.

Sigur că implicațiile problemei numărului indivizilor unei populații și a reglării numerice a acesteia sînt extrem de vaste, după cum se poate bănui din cele cîteva principii și exemple prezentate. În ultimele decenii atenția cercetătorilor a fost tot mai mult atrasă de această problemă realizîndu-se progrese importante. Și poate că cel mai de seamă este recunoașterea, pentru sistemele populațional și biocenotic, a caracteristicii lor cantitative. Odată cu acestă recunoaștere s-a lărgit considerabil gama caracteristicilor materiei vii. De unde la începutul secolului XX se limitau mai mult la cele ale individului, astăzi sînt completate de seria de atribute ale sistemelor supraindividuale.

Scanned with OKEN Scanner

Evoluţionismul modern

I. PRINCIPALELE ORIENTĂRI

Este destul de greu să se identifice cu certitudine primul gînditor care a intuit principiul evoluţiei lumii vii. Se pare că el a aparţinut primelor timpuri ale antichităţii, ceea ce era de aşteptat pentru curiozitatea de cunoaştere specific umană. Mai interesant este însă un alt fapt, şi anume că marile idei ale evoluţionismului modern au un germene în rodnica gîndire a filosofilor antici. De exemplu, Aristotel din Stagira (384—322 î.e.n.), cu intuiţia sa genială, a surprins o serie de fenomene ca: lupta pentru existenţa sau înlăturarea unor organisme de către altele cu o organizare mai potrivită. Observator atent şi chiar experimentator, filosoful antic este cunoscut astăzi prin trei lucrări: *De generatione animalium* („Despre generaţiile animalelor", lucrarea privind dezvoltarea embriologică a acestora), *De partibus animalium* („Despre părţile animalelor", lucrare de anatomie comparată) şi *Historia animalium* („Istoria animalelor", lucrare de zoologie sistematică). În evul mediu, celebrul filosof Avicenna (Ibn-Sina, 980—1037) traduce operele lui Aristotel în arabă, pentru ca în secolul al XIII-lea ele să poată fi recitite de europeni în urma traducerii lor în latină de către Michael Scott.

Evul mediu timpuriu a fost caracterizat în Europa, sub raport filosofic, de concepţia scolastică (termenul de *skholastikos*, preluat din elină, înseamnă „referitor la şcoală"). Acestei concepţii îi sînt caracteristice pedanteria şi, într-o mare măsură, lipsa legăturilor directe cu viaţa. Direct subordonată teologiei, scolastica recurge la schematizări ale realităţilor naturii, prin interpretarea lor livrească, în spiritul cărţilor bisericeşti sau al unor lucrări din antichitate acceptate de biserică. Între

Scanned with OKEN Scanner

acestea din urmă un rol important l-a jucat opera lui Aristotel. Din acest punct de vedere, scolastica consideră că adevărurile despre procesele naturale, înregistrate în opera unui filosof de prestigiu, cum este Aristotel, nu pot fi contestate chiar dacă între timp au apărut metode ştiinţifice mai eficiente. Ideile prezentate în cărţile teologice şi operele antice acceptate de biserică sînt considerate de scolastică drept dogme inatacabile.

Între scolasticii de renume sînt de menţionat: Albert de Bollstadt (Albert cel Mare, 1193—1280) şi elevul său Thomas d'Aquino (1227—1274).

Interpretarea realităţii înconjurătoare prin intermediul cărţilor acceptate de religie a îndepărtat scolastica de natură. Abia gînditorii Renaşterii au început să se reapropie de natură, Timid şi lent au deschis petalele unei flori sau au disecat un cărăbuş minunîndu-se de complicata maşinărie interioară. Dar furaţi de amănunte au scăpat din vedere ansamblul, aşa cum arată Engels. Şi nu ne apare ciudat faptul că au început să creadă doar în aceea ce văd. Cum însă evoluţia nu se materializează prin modificări ale morfologiei vreunui organism în scurtul răstimp al vieţii omeneşti, naturaliştii din această perioadă au început să creadă că natura este imuabilă. Foarte succint, aşa a apărut concepţia fixistă.

În conformitate cu această concepţie, speciile au fost întotdeauna aceleaşi şi nu s-au modificat pe parcursul existenţei lor. Pentru a explica diversitatea naturii în condiţiile acceptării imuabilităţii speciilor, fixismul a apelat frecvent la creaţionism. Concepţia teologică a creaţionismului consideră că organismele au fost create de o fiinţă supremă în întreaga lor diversitate şi complexitate. Existenţa creaţionismului şi fixismului sînt explicate de către Fr. Engels prin conjunctura socială a secolelor XVII—XVIII, în acest context influenţa teologiei fiind extrem de importantă.

Personalitatea centrală a fixismului a fost fără îndoială naturalistul suedez Karl Ingemarsson, cunoscut în istoria ştiinţei sub numele de Carl Linné (1707—1778). El este autorul celebrului aforism: *Tot species diverse sunt quod diversas formas ab initio creavit infinitum Ens* („există atîtea specii

cîte forme diferite au fost create de la început de ființa supremă"). Această idee apare în lucrarea sa *Philosophia botanică* („Filosofia botanică"), publicată la Stockholm în 1751. Dar de numele lui Linné este legată și clasificarea botanică și zoologică pe care a expus-o în celebra sa lucrare: *Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera et species* („Sistemul naturii sau sistematica celor trei regnuri ale naturii propusă pe clase, ordine, genuri și specii). Apărută în 1735, la Amsterdam, ea constituie și astăzi punctul de plecare și de verificare a literaturii pe care trebuie să o realizeze descoperitorii de specii sau de grupuri noi de plante și animale. Se pare că în acea vreme cea mai importantă contribuție pe care o putea avea un cercetător la dezvoltarea științelor biologice era de a realiza o grupare sistematică a nenumăratelor specii descrise și de a le standardiza nomenclatura. Secolul al XVIII-lea a fost epoca acumulărilor cantitative. Trebuia o minte diabolic de inteligentă și cuprinzătoare, care să știe să aleagă criteriile cele mai lesnicioase și să le grupeze ca importanță. Aceasta este contribuția lui Linné, care a creat limbajul specific științelor biologice — sistematica — ceea ce este egalat poate doar de realizarea pentru chimie a sistemului periodic al elementelor pe baza teoriei valenței datorat lui Mendeleev.

Opera lui Linné ne-a condus în pragul secolului al XIX-lea, cînd se manifestă din plin evoluționismul.

Evoluționismul este concepția biologică fundamental opusă fixismului. Evoluționismul consideră că în decursul perioadelor geologice, de la apariția vieții și pînă astăzi, speciile s-au modificat, au suferit o succesiune de transformări, derivînd unele din altele și indirect dintr-un strămoș comun. Prin procesul evoluției se explică marea diversitate a lumii vii. Evoluția organismelor este considerată de concepția evoluționistă ca fiind datorată unor mecanisme de factură materială cu o cauzalitate naturală prin acțiunea factorilor de mediu sau ai factorilor interni ai organismelor. Unele idei evoluționiste au strălucit încă în secolul lui Linné,

Scanned with OKEN Scanner

prin lucrările lui Georges Buffon (1707—1788) sau Erasmus Darwin (1731—1802). Dar contribuţia lor, din acest punct de vedere, este neunitară şi de multe ori insuficient argumentată.

Am putea considera deci că istoria evoluţionismului începe cu secolul al XIX-lea. Concepţia evoluţionistă nu are decît un secol şi opt decenii neîmplinite de cînd s-a manifestat în forma ei modernă. În acest interval evoluţia ideilor nu a fost unitară, ci se poate grupa în cinci etape principale:

1 — 1809—1830: etapa coexistenţei fixismului şi transformismului (delimitată de anul apariţiei lucrării lui Lamarck; „Filozofia zoologică", 1809, şi anul disputei academice dintre Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, apărător al transformismului şi George Cuvier, apărător al fixismului, 1830);

2 — 1830—1859*: etapa acumulării de argumente şi căutării unei teorii evoluţioniste noi (anul 1859 marchează apariţia evoluţionismului darwinist, prin publicarea de către Charles Darwin, la 24 noiembrie, a operei sale capitale: „Originea speciilor . . .");

3 — 1859—1900: etapa evoluţionismului darwinist (spre sfîrşitul ei se manifestă şi weismannismul; anul 1900 este considerat drept an de naştere al geneticii ca ştiinţă, prin redescoperirea legilor lui Mendel. Între darwinismul clasic, fără o fundamentare genetică, şi genetica clasică s-a manifestat o intoleranţă tacită);

4 — 1900—1937*: etapa agnostică, caracterizată prin părăsirea darwinismului, manifestarea neolamarckismului, a teoriei mutaţioniste şi a micilor teorii ale evoluţiei. Anul 1937 marchează publicarea primei lucrări darwiniste moderne datorate geneticianului Theodosius Dobzhansky şi intitulată: „Genetica şi originea speciilor". (Darwinismul modern sau teoria sintetică a evoluţiei este o concepţie în care se îmbină cunoştinţele de genetică populaţională şi teoria darwinistă a selecţiei naturale.)

Scanned with OKEN Scanner

După o succintă trecere în revistă a etapelor citate, vom analiza pe rînd orientările fundamentale ale evoluţionismului modern.

Am însemnat cu un asterisc (*) cele două etape de criză a gîndirii evoluţioniste. Ele nu au reprezentat totuşi un regres ci, prin cumularea unor descoperiri importante, au deschis orizonturi noi. Căutările din aceste etape au condus spre darwinismul clasic şi respectiv cel contemporan. Pe de altă parte, cititorul atent va observa încă un fapt în tabelul de mai sus: prima perioadă nu este desemnată cu atributul de evoluţionistă, ci transformistă. Aşa apare de altfel în majoritatea lucrărilor de specialitate, delimitîndu-se astfel începuturile evoluţionismului de curentele ulterioare.

Transformismul, reprezentat prin concepţia lui J. B. Lamarck (1744—1829), dar şi a altor naturalişti (ca de exemplu E. G. Saint-Hilaire (1772—1844) poartă amprenta începutului evoluţionismului; ideile geniale apar de multe ori susţinute prin argumente şubrede. De altfel în disputa cu fixismul, din anul 1830, transformismul nu s-a dovedit un curent matur. Faptul că a pierdut lupta se datoreşte şi insuficienţei unei argumentări solide, deşi, fără îndoială, un rol important l-au jucat şi condiţiile social-politice. Pînă la apariţia darwinismului, fixismul a învins astfel temporar în disputa de idei cu evoluţionismul.

Cu toate acestea transformismul a fost o uvertură care a pregătit deschiderea cortinei şi manifestarea spectaculoasă a evoluţionismului.

Începutul evoluţionismului modern poate fi considerat odată cu apariţia, în 1809, a lucrării *Philosophie Zoologique* („Filozofia zoologică„) a lui Jean Baptiste Lemarck, prin care se pun bazele transformismului în general şi ale lamarckismului în special. În afara lamarckismului au existat şi alte concepţii transformiste cu unele nuanţări şi diferenţe faţă de ideile lui Lamarck. Menţionăm numai una: concepţia lui Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, materializată în lucrarea *Philosophie anatomique* („Filozofia anatomiei"), publicată la Paris în 1818.

Scanned with OKEN Scanner

În 1830, Saint-Hilaire, personalitate ştiinţifică de prestigiu şi orator desăvîrşit, a apărat transformismul împotriva fixismului într-o confruntare memorabilă care s-a desfăşurat circa opt luni în cadrul şedinţelor Academiei franceze de ştiinţe începînd din 15 februarie. Totul a pornit de la un fapt banal: doi cercetători, tineri, Laurencet şi Meyranx, au prezentat o lucrare de anatomie a cefalopodelor pentru a fi susţinută în şedinţa din 15 februarie. După protocolul academic comunicarea trebuia prezentată de o personalitate ştiinţifică; şi aceasta a fost Saint-Hilaire. În numele celor doi şi în conformitate cu ideile sale, Saint-Hilaire a pus problema, neverosimilă astăzi, a planului unitar de organizare a organismului cefalopodelor şi vertebratelor. Un cercetător din zilele noastre ar considera absurdă ideea omologării organelor sepiilor şi caracatiţelor cu cele ale vertebratelor. Nu numai pentru faptul că sînt multe organe specifice unui grup şi neîntîlnite la celălalt, dar şi cele comune ambelor au provenienţe şi conexiuni diferite.

Dar ideea existenţei unui singur plan de organizare pentru toate animalele era esenţială pentru transformişti, deoarece, raţionau ei, dacă animalele provin unele din altele, prin evoluţie, ar trebui să existe un plan structural unitar pentru toate, indiferent de grup. Concepţia este în mod justificat păstrată şi de evoluţionismul actual sub forma tezei unităţii lumii vii. Însă transformiştii considerau că trebuie să existe identităţi pentru fiecare structură în parte, ceea ce este exagerat. De altfel însăşi evoluţia a însemnat diversificarea structurilor, iar ideea planului unitar de organizare al indivizilor se aplică în principiu şi nu pentru fiecare amănunt în parte. De exemplu, astăzi se ştie că toate organismele animale ca şi cele vegetale sînt alcătuite din celule sau că din punct de vedere chimic sînt compuse din aceleaşi elemente şi în aceeaşi proporţie.

În şedinţa de comunicări citată, Saint-Hilaire l-a atacat direct pe George Cuvier (1769—1832), solicitîndu-i părerea asupra problemei prezentate. Cuvier a cerut să i se permită a-şi analiza argumentele pe care le va expune în ziua următoare. Polemica însă avea să dureze mai mult decît se prevă-

Scanned with OKEN Scanner

zuse, încheindu-se abia în toamna lui 1830. Treptat Saint-Hilaire a pierdut teren în dispută. Cuvier, genialul naturalist și influentul om politic, nu cruța nici o fisură în logica expunerii și nici un argument facil. Deși fixismul a cîștigat această dispută, adevărul nu era de partea sa. Ba mai mult; el nu aparținea în totalitate nici transformismului.

Transformismul considera pe bună dreptate că între grupurile de organisme există relații filogenetice (sau de înrudire), dar era eronată opinia pe care o acreditau că pentru toate se manifestă un singur plan de organizare în sensul citat mai sus. Pe de altă parte fixiștii aveau dreptate să susțină că există mai multe tipuri de organizare în lumea animalelor, dar greșeau considerînd că acestea sînt independente, lipsite de legături de rudenie.

În perioada care a urmat pînă la apariția lucrării fundamentale a lui Darwin (1859) ar fi eronat să se considere că toți naturaliștii erau fixiști. Fixismul dogmatic a convieţuit cu transformismul relativ restrîns ca răspîndire, dar și cu filosofia naturii și cu scepticismul. Adepții filosofiei naturii elaborau teorii de factură romantică în care se îmbinau rigurozitatea științifică cu empirismul și cu soluții bizare. Mulți naturaliști erau însă sceptici și în mod justificat nu se avîntau în teoretizări. Este greu de caracterizat în cîteva cuvinte întreaga diversitate de concepții. Fără îndoială însă că pentru biologie perioada anterioară apariției darwinismului nu a însemnat un regres, ci din contră. Aceasta se datorește unor importante realizări care stau la baza biologiei moderne*. Pe de altă parte coexistența mai multor concepții a dezvoltat spiritul critic care avea să selecteze grîul de neghină.

* Perioada citată a însemnat fundamentarea științifică a multor domenii ale biologiei. Dintre realizările mai importante menționăm: teoria celulară (1838—1839) și progresele realizate în citologie și histologie, fondarea fiziologiei vegetale și animale moderne (prin cercetările lui H. Dutrochet, J. Sachs, Claude Bernard), dezvoltarea sistemelor de clasificare naturală (de exemplu sistemul de clasificare a plantelor al lui August de Candolle) etc.

Scanned with OKEN Scanner

Charles Darwin (1809—1882) este bine cunoscut cititorilor datorită literaturii bogate apărută în țara noastră tratînd viața și opera marelui savant. Personalitatea lui și evoluția concepției sale este analizată în valoroasa lucrare a profesorului C. Motaș:, *Charles Darwin* (Editura Științifică, 1972). În afara ei, publicul român are la dispoziție înseși operele lui Darwin traduse de Editura Academiei.

Cristalizarea concepției care îi poartă numele, credem, odată cu alți cercetători, că este rezultatul influenței a mai multor factori.

1. Un prim factor important l-a constituit caracterul și educația sa științifică. Darwin, tînărul de douăzeci și doi de ani, care se îmbarca pe vasul „Beagle" în celebra călătorie în jurul Pămîntului (1831—1836), era un sensibil observator al naturii, rod al cunoașterii acesteia în mod direct. Gîndirea sa era educată la școala naturii fiind lipsită de sofisticăria pedantă academică.

2. Un al doilea factor l-a constituit citirea tratatului de geologie al lui Lyell (1797—1875) și confirmarea tezelor acestuia prin observații pe tot traseul expediției. Tratatul se axa pe ideea evoluției scoarței Pămîntului.

3. Un al treilea factor l-au reprezentat, în timpul călătoriei pe vasul „Beagle", observațiile realizate asupra Americii de Sud. Patru categorii de fenomene observate sînt esențiale:

a) Observațiile asupra luptei pentru existență. America de Sud era un teren extrem de propice — pentru studierea fenomenului din mai multe motive. În primul rînd prin zonalitatea foarte bine marcată pe latitudine a florei și faunei. Darwin sesizează faptul că această zonalitate este determinată de schimbarea treptată, de la nord la sud, a factorilor de mediu. Există astfel condiții care permit, pentru un teritoriu, unui grup de specii să învingă în lupta pentru existență în raport cu restul speciilor continentului. Lupta pentru existență a fost sesizată de Darwin și într-un alt context. Fauna și flora Americii de Sud specifică continentului a avut de înfruntat efectul colonizării prin introducerea de specii aduse de europeni odată cu venirea lor pe pămînturile „Lu-

mii noi". Darwin a observat efectele aclimatizării speciilor europene în aceste noi condiţii de mediu, efecte vizibile datorită scurtului timp de la colonizare (unele specii fuseseră introduse cu un secol înainte de călătoria lui Darwin).

b) Observaţiile paleontologice asupra edentatelor fosile pe care le-a descoperit la Punta Alta. Pînă la descoperirea fosilelor de la Punta Alta, Darwin cunoscuse ca zoolog edentatele şi ştia că grupul este întîlnit doar în continentul sud-american. Fosilele de edentate gigantice găsite la Punta Alta l-au făcut să întrezărească ideea continuităţii în timp a acestui grup şi provenienţa formelor actuale din cele fosile. Legătura filogenetică între edentatele fosile gigantice şi cele actuale, mult mai mici, se putea explica doar prin adoptarea concepţiei evoluţiei speciilor.

c) A treia categorie de observaţii se referă la biogeografia speciilor insulare, fapt observat pe păsările şi reptilele din arhipelagul Galapagos. Ele i-au permis să întrezărească ideea divergenţei evoluţiei, şi a specializării unui grup prin acţiunea factorilor ecologici.

d) A patra categorie de observaţii se referă la selecţia artificială efectuată inconştient de triburile de fuegieni. Aceste observaţii, completate ulterior cu experienţa selecţionatorilor europeni, au contribuit la elaborarea tezei selecţiei naturale.

Darwin a desfăcut nodul gordian al biologiei în felul propriu savantului de geniu, şi anume fir cu fir. Pentru aceasta trebuia o analiză limpede a faptelor neinfluenţată de prejudecăţile fixiste şi o muncă îndîrjită şi plină de abnegaţie pentru a se constata dacă faptele mai noi nu infirmă teoria. Toate aceste trei calităţi Darwin le-a avut din plin. Exemplul lui este viu şi astăzi tuturor celor care pornesc pe drumul greu al ştiintei.

Lucrarea care fundamentează teoria darwinistă apare la 24 noiembrie 1859 avînd titlul: „Originea speciilor prin selecţie naturală sau păstrarea raselor favorizate în lupta pentru existenţă".

Ideea evoluţiei organismelor pe calea selecţiei naturale plutea parcă în aer în deceniul al cincilea al secolului trecut:

Scanned with OKEN Scanner

oamenii de ştiinţă erau pregătiţi pentru acceptarea unei teorii care să explice diversificarea şi perfecţionarea lumii vii pe cale materialistă. Nu este mai puţin semnificativ faptul că A. Wallace elaborează o teorie similară în 1858. Cu onestitatea-i specifică Darwin a vrut să renunţe la prioritatea teoriei sale, dacă nu ar fi intervenit Lyell, care cunoştea faptul că prima formă a concepţiei darwiniste fusese elaborată încă din 1844. Se cunoaşte apoi faptul că Lyell şi Hooker l-au determinat pe Darwin să prezinte un rezumat al teoriei sale, odată cu comunicarea lui Wallace la şedinţa din 1 iulie 1858 a „Societăţii linneene".

A existat o serie întreagă de încercări de a discredita darwinismul şi de a-i bara drumul spre mintea şi sufletul oamenilor. Dar teoria a fost apărată de savanţi de prestigiu. Astfel, în Anglia au luptat pentru darwinism Th. Huxley, J. D. Hooker, în Statele Unite Asa-Gray, în Germania E. Haeckel, F. Müller, K. Vogt, în Rusia K. A. Timiriazev, fraţii Kovalevski şi I. I. Mecinikov.

Se părea deci că darwinismul va fi unanim îmbrăţişat şi nu va mai întîmpina opoziţii. Şi totuşi, în jurul anului 1900, a început să apară evident faptul că gîndirea biologică trecea printr-un moment de răspîntie. Darwinismul avea şi un punct slab evidenţiat de naşterea geneticii: el nu beneficiase de cunoaşterea legilor eredităţii, pentru că pur şi simplu ştiinţa aceasta era în faşe în perioada elaborării teoriei evoluţiei prin selecţie naturală. Aşa se face că odată cu redescoperirea legilor lui Mendel şi dezvoltarea geneticii ca ştiinţă, darwinismul a fost privit cu tot mai multă răceală de noile generaţii de biologi. În lipsa acestei teorii, care unise puternic pe biologii generaţiei anterioare, au înflorit alte teorii evoluţioniste, dar nedarwiniste.

Pe de o parte au fost reluate în diferite forme ideile lui Lamarck, formîndu-se puternicul şi diversificatul curent al neolamarckismului; pe de altă parte geneticienii entuziaşti, în urma descoperirii fenomenului mutagen de la începutul secolului al XX-lea au conceput o explicare a evoluţionismului pe baza teoriei mutaţioniste. În paralel cu aceste două curente mari au apărut o serie de teorii efemere,

mai mult sau mai puţin speculative pe care biologul francez contemporan Andrée Tetry le numeşte ingenios: „micile teorii ale evoluţiei". Însă, în această epocă de incertitudini şi căutări se înregistrează o serie de progrese care vor permite ulterior reluarea teoriei darwiniste într-o formă modernă. Aceste progrese sînt legate de apariţia geneticii populaţionale, de realizările sintetice din ecologie şi de fundamentarea biostatisticii.

Reformularea teoriei lui Darwin se produce spre sfîrşitul deceniului al patrulea şi începutul celui de-al cincilea. Noua formă a darwinismului capătă numele de *teoria sintetică a evoluţiei*, fiind realizată prin contribuţia mai multor autori. Astfel, în 1937, geneticianul Theodosius Dobzhansky publică, în S.U.A., lucrarea: „Genetica şi originea speciilor", în 1940 zoologului şi ecologului Julian Huxley îi apare în Anglia lucrarea: „Evoluţia, sinteză modernă", iar în 1944 paleontologul american George Gaylord Simpson publică tratatul intitulat: „Ritm şi modalităţi în evoluţie". Au mai contribuit la dezvoltarea teoriei sintetice E. Mayr (1942), B. Rensch (1947), I. I. Schmalhausen (1949), G. L. Stebbins (1950), J. A. Cain şi P. M. Sheppard (1950), G. S. Carter (1951) etc.

Este extrem de dificil de a schiţa în cîteva cuvinte progresul realizat de teoria sintetică din anii 1940 pînă astăzi, datorită dezvoltării rapide a ştiinţelor biologice. Cu titlu de amuzament putem cita opinia lui G. G. Simpson, care, în 1953, a publicat complet revizuită lucrarea sa din 1944, ceea ce a condus practic la elaborarea unei noi lucrări. Completarea primei ediţii era comparabilă, aşa cum arată Simpson, cu instalarea de aer condiţionat şi încălzire centrală într-o cabană primitivă. A fost necesară restructurarea întregii construcţii pentru ca ea să corespundă oraşului care s-a dezvoltat în jurul cabanei. Şi, să nu uităm, Simpson se referă la evoluţia teoiei sintetice doar în primul deceniu de apariţie.

Acestea sînt orientările mari evoluţioniste, în desfăşurarea lor istorică.

După prezentarea succintă a dezvoltării gîndirii evolu-

Scanned with OKEN Scanner

ţioniste şi stabilirea etapelor fundamentale, vom înfăţişa pe scurt orientările evoluţioniste cele mai importante. Ele se pot grupa în trei categorii majore: A. *de factură lamarckistă* (lamarckism, neolamarckism), B. *de factură mutaţionistă* şi C. *de factură darwinistă* (darwinismul şi teoria sintetică a evoluţiei).

A. *Lamarckismul* se caracterizează prin următoarele trăsături mai importante:

1 — este o teorie de factură calitativă, fără a măsura deci mărimea schimbărilor, ci înregistrează numai prezenţa lor;

2 — materialul evoluţiei este constituit de variaţii individuale;

3 — factorii evoluţiei sînt reduşi la factorii care produc variabilitatea individuală. Nu se prevăd mecanisme de factură populaţională.

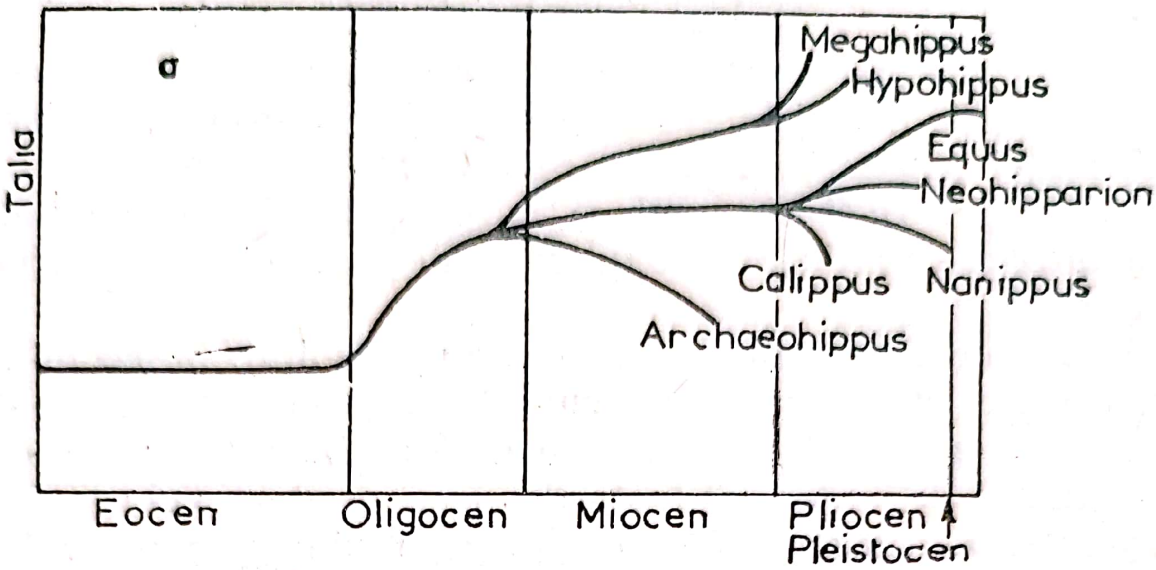
Factorii evoluţiei din acest punct de vedere sînt formaţi din două categorii: externi (factorii de mediu) şi interni (reduşi la factori individuali, cei populaţionali nefiind luaţi în consideraţie). Factorii externi se consideră că acţionează direct asupra individului provocîndu-i modificări care se moştenesc la urmaşi. Este celebra teză lamarckistă a eredităţii caracterelor dobîndite care s-a dovedit a fi falsă şi este părăsită de dawinismul modern.

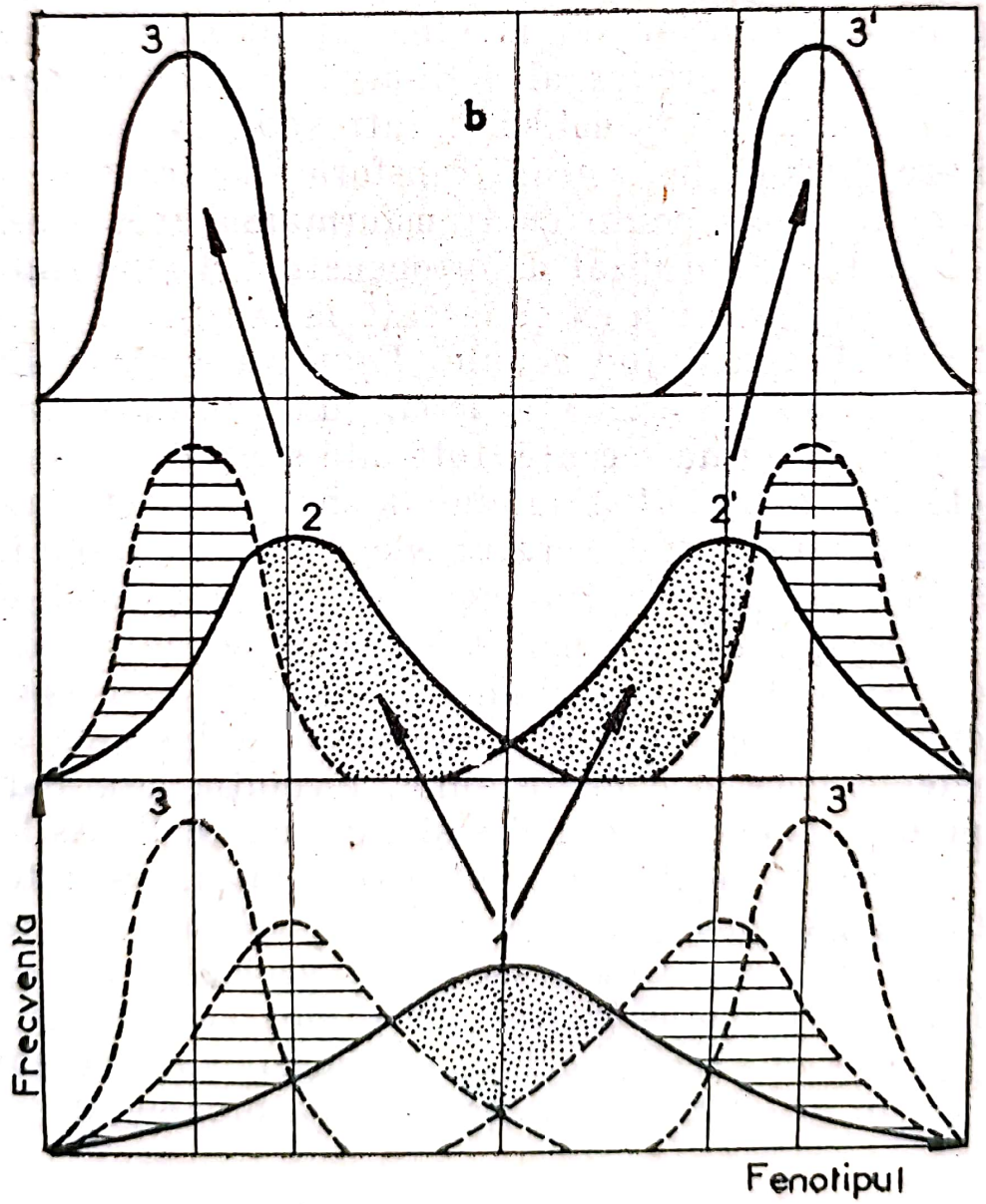
Lamarckismul susţine de asemeni ideea că factorii interni se manifestă sub forma unei tendinţe către perfecţionare a organizării individuale. Aceasta este teza tendinţei către perfecţionare a organizării individuale care, învăluită în explicaţiile romantice ale filosofiei naturii, a creat aparenţa unei forţe supranaturale.

La nivelul cunoştinţelor actuale putem considera teza tendinţei către perfecţionare a organizării individuale ca o intuiţie genială a lui Lamarck. Teoria sistemică a apărut abia după o sută douăzeci şi trei de ani de la publicarea „Filosofiei zoologice", permiţînd explicarea pe baze materialist-dialectice a procesului de perfecţionare treptată a sistemelor biologice datorită mecanismului conexiunii in-

verse. Decizia elaborată de sistem este confruntată cu mediul extern care a produs informația. Dacă acțiunea sistemului a neutralizat factorul perturbator, acțiunea este menținută. Dacă nu, sistemul recepționează informații asupra ineficienței acesteia. În aceste condiții sistemul „încearcă" o nouă soluție. Deci sistemul se apropie de adevăr treptat, prin tatonare conform principiului „încercare și eroare" (trial and error).

Pe baza concepției lamarckiste s-au dezvoltat, în secolul al XX-lea trei grupe mari de curente neolamarckiste. Două dintre ele (*ectogenetismul* și *autogenetismul*) sînt constituite din punctul de vedere al factorilor care produc evoluția, iar a treia (*ortogenetismul*) din acela al drumului pe care evoluția îl urmează. Ectogenetismul consideră că evoluția este produsul acțiunii factorilor de mediu, iar autogenetismul tratează fenomenul ca produs al acțiunii factorilor interni, proprii organismului. Ortogenetismul întrevede evoluția ca desfășurîndu-se linear, în sensul transformării treptate a unor caractere în altele odată cu transformarea unei specii în alta. Exemplul clasic utilizat de ortogenetiști îl reprezintă evoluția calului așa cum era ea cunoscută la începutul secolului. Calul actual, aparținînd genului *Equus*, a evoluat din strămoși eoceni. Aceștia erau mai mici, dimensiunile crescînd treptat pînă la forma recentă; totodată s-a redus numărul de degete și s-a schimbat modul de hrană vegetarian, formele ancestrale hrănindu-se cu frunzele arborilor (trăind în păduri), în timp ce formele mai noi pasc iarbă (trăind în stepe). O evoluție lineară mai perfectă nici că se putea găsi. Reanalizînd însă datele paleontologice, inclusiv descoperirile mai noi, G. G. Simpson demonstrează în lucrarea sa din 1944 netemeinicia ortogenetismului. Evoluția citată de ortogenetism este o evoluție medie și nu una reală. Astfel de exemplu strămoșii calului au avut o talie mică, dar ulterior diversificîndu-se mai multe genuri s-au întîlnit *în medie* — talii mai mari dar, în aceeași epocă geologică au coexistat genuri cu talie mică alături de genuri cu talie mare și mijlocie (fig. 10 **a**). La fel, formele cu trei degete au coexistat cu formele cu un deget fiecare dintre acestea provenind din


a
Talia
Megahippus
Hypohippus
Equus
Neohipparion
Calippus
Nanippus
Archaeohippus
Eocen
Oligocen
Miocen
Pliocen
Pleistocen


b
3
3'
2
2'
3
3'
Frecventa
Fenotipul

strămoşi comuni. Adică în esenţă, arată Simpson, se respectă *principiul darwinist al divergenţei evolutive.*

Pentru lămurirea problemei este necesar să explicăm pe scurt acest principiu în contextul de faţă, deşi el aparţine darwinismului şi teoriei sintetice a evoluţiei.

După Darwin evoluţia unui grup porneşte de la o specie strămoşească şi cunoaşte două faze. Prima fază este caracterizată prin prezenţa speciei strămoşeşti, căreia îi este specific o largă variabilitate. Urmează o a doua fază în care specia strămoşească dă naştere la specii specializate. Acest proces se produce prin eliminarea indivizilor cu caractere medii şi prin păstrarea (prin selecţie naturală) a indivizilor extremi. În acest fel se creează hiatusuri, grupele de indivizi separîndu-se. Apare astfel imposibilitatea lor de încrucişare. Lipsa de amestec genetic permite deci individualizarea mai multor specii din specia strămoşească. Ulterior procesul diversificării continuă tot mai accelerat. Cu atît mai mult cu cît specializarea se adînceşte. Speciile mai specializate înlocuiesc speciile mai puţin specializate avînd succes în această luptă pentru existenţă tocmai datorită avantajelor oferite de specializare. Faza a doua se desfăşoară astfel după o scară logaritmică a timpului, în perioade egale survenind tot mai multe evenimente (respectiv apariţii sau înlocuiri de specii). Mecanismul evoluţiei divergente îl constituie selecţia naturală de tip disruptiv (fig. 10 **b**).

După darwinişti evoluţia unui grup seamănă deci cu un copac, trunchiul reprezentînd faza primă a manifestării speciei ancestrali, iar coronamentul-faza diversificării. Pentru ortogenetişti evoluţia seamănă cu o vergea neramificată. Dacă cititorul va examina figura 10 **a** privind evoluţia taliei familiei *Equidae* va constata că fenomenul se desfăşoară după principiul darwinist al evoluţiei divergente.

Fig. 10. — Caracterul divergent al evoluţiei unui taxon: **a** — evoluţia taliei cailor; **b** — selecţia naturală de tip disruptiv specifică evoluţiei divergentă; punctat — fenotipuri eliminate de selecţie; cu linii orizontale — fenotipuri păstrate suplimentar (prima figură după G. G. Simpson, 1944).

Scanned with OKEN Scanner

Am insistat mai mult asupra ortogenetismului, deoarece s-a dovedit a avea o forță de convingere asupra biologilor mai mare decît celelalte două orientări neolamarckiste.

B. A doua mare orientare evoluționistă a constituit-o *mutaționismul*. Apariția acestei concepții este legată de publicarea la Leipzig, în anul 1901, de către Hugo de Vries, a lucrării: *Die Mutations-theorie* („Teoria mutaționistă"). Cercetările au fost făcute pe o populație de plante din specia *Oenothera lamarckiana* la care cercetătorul olandez a observat apariția spontană a unor indivizi cu caractere distinct diferite de ale părinților sau de ale indivizilor din aceeași generație. În acest fel apare în știință noțiunea de *mutantă*, prin ea Hugo de Vries desemnînd apariția unuia sau mai multor indivizi profund modificați. După această idee prin mutație se desemna o macromutație, în timp ce astăzi, pe lîngă alte precizări, noțiunea este întrevăzută ca o micromutație. Pe de altă parte, cercetările unor geneticieni contemporani lui de Vries au demonstrat că modificările înregistrate în populația de *Oenothera lamarckiana* nu sînt datorate unor procese mutagene, ci recombinărilor genetice legate de faptul că indivizii sînt hibrizi. Starea aceasta se păstrează printr-un mecanism natural în care indivizii puri genetic (homozigoții) sînt înlăturați prin mortalitate.

Acestea sînt faptele. Hugo de Vries, e drept, nu le cunoștea în totalitate: pentru el explicarea lor se reducea la manifestarea procesului mutagen. Indivizii, atît de modificați apăruți astfel au fost socotiți de către geneticianul olandez ca aparținînd unor specii noi. Pe această cale, susținea el, adică datorită procesului mutagen, apar speciile noi. Dintr-un punct de vedere ideea nu era greșită: indivizii profund modificați nu se mai pot încrucișa cu indivizii din populația de proveniență. Eroarea se manifesta însă în a reduce o specie, caracterizată în genere printr-un număr mare de indivizi așa cum am văzut anterior, la un lot restrîns.

Scanned with OKEN Scanner

Pe baza celor prezentate se pot desprinde următoarele caracteristici ale mutaţionismului:

1 — este o teorie cantitativă, bazată pe măsurarea proporţiei indivizilor mutaţi faţă de restul populaţiei.

2 — materialul evoluţiei este considerat ca fiind constituit de mutaţii.

3 — factorii evoluţiei sînt reduşi la factorii care produc mutaţiile. Nu se prevăd însă mecanisme de factură populaţională care să opereze asupra lotului de indivizi mutanţi. Deci, teoria întrevede mecanismul evoluţiei ca manifestîndu-se exclusiv la nivel individual prin declanşarea mutaţiilor.

Pe de altă parte, prin concepţia naşterii bruşte a speciilor noi, procesul evolutiv este redus la un simplu salt. Ori, toate cunoştinţele biologice înregistrate pînă la începutul secolului al XX-lea, cînd apare teoria mutaţionistă, nu confirmă acest punct de vedere. Formarea unei specii impune o perioadă lungă de timp. Însuşi Darwin atrăgea atenţia asupra justeţei tezei „Natura non fecit saltus" (natura nu face salturi), ea fiind confirmată astăzi de teoria sintetică. Cu toate acestea unele idei mutaţioniste au persistat multă vreme. Astfel în 1955, cunoscutul genetician R. B. Goldschmidt, în lucrarea sa: „Theoretical Genetics" (Genetică teoretică) consideră încă că unităţi sistematice superioare specii (ca familiile sau ordinele) pot să apară pe calea macromutaţiilor.

C. A treia mare orientare evoluţionistă din secolul al XX-lea, cea care a pus capăt perioadei agnostice, este de factură darwinistă fiind reprezentată de *teoria sintetică*. În mare, caracteristicile fundamentale ale acesteia sînt următoarele:

1 — evoluţia este întrevăzută ca fiind de factură supraindividuală, desfăşurîndu-se la nivelul sistemului populaţional fiind abordată printr-o tratare cantitativă;

2 — materialul evoluţiei este considerat a fi format din variabilitatea genetică produsă prin mutaţii, recombinări genetice şi flux genetic (migraţii);

3 — factorii evolutivi nu sînt reduşi la cei generatori de variabilitate (mutaţii, recombinări genetice, migraţii). Pe

Scanned with OKEN Scanner

lîngă aceştia, teoria sintetică consideră că există un al doilea grup de factori care acţionează în sensul restrîngerii variabilităţii. Factorii restrictivi se manifestă fie prin eliminări orientale ale unor grupuri genetice, păstrîndu-şi efectul de la o generaţie la alta pe un interval mai lung, fie prin eliminări neorientate, întîmplătoare. În grupul factorilor restrictivi cu acţiune neorientată se încadrează driftul genetic, iar în grupul celor cu acţiune orientată se includ selecţia sexuală şi selecţia naturală.

O diferenţă importantă între teoria sintetică şi orientările evoluţioniste anterioare constă în faptul că factorii evolutivi (v. mutaţiile; recombinările genetice; migraţiile; driftul; selecţia sexuală; selecţia naturală) sînt consideraţi din punctul de vedere al acţiunii lor la nivel populaţional. Mutaţionismul, de exemplu, era interesat de mecanismul citogenetic al producerii mutaţiilor. Teoria sintetică îşi concentrează atenţia asupra efectelor statistice ale procesului mutagen legate mai ales de rata mutaţiilor şi proporţia prin care acestea modifică structura genetică a populaţiei.

Teoria sintetică consideră, pe de altă parte, că, dintre factorii fundamentali ai procesului evolutiv, doar selecţia naturală acţionează în directă concordanţă cu cerinţele mediului de viaţă al organismelor. Toţi ceilalţi cinci factori modifică structura genetică a populaţiilor independent de mediu. Din acest punct de vedere selecţia naturală este considerată drept mecanismul de *feed-back* — evolutiv prin care se realizează în ultimă instanţă unitatea dintre organism şi mediu. Se subliniază astfel faptul că între selecţia naturală şi ceilalţi factori evolutivi se realizează o continuă interacţiune, în sensul că cei cinci factori nu acţionează independent de selecţia naturală.

Deoarece majoritatea factorilor procesului evolutiv modifică structura genetică populaţională în mod întîmplător în raport cu cerinţele mediului, selecţia naturală are rolul de a optimiza adaptativ aceste modificări. Trebuie deci avut în vedere faptul că nu orice caracter depistabil la un individ reprezintă o adaptare. Dacă el este neutru, neafectînd existenţa individului, selecţia nu îl elimină. În acelaşi timp se

Scanned with OKEN Scanner

pot selecţiona şi caractere relativ negative, dar care sînt legate genetic prin fenomenul de linkage de caractere care conferă individului purtător avantaje nete. În aceasta constă imperfecţiunea adaptărilor: selecţia ca mecanism de feedback triază caracterele cele mai bune existente dintre cele oferite de variabilitate şi nu cele mai bune posibile dacă s-ar manifesta toată gama potenţială de caractere.

Faţă de teoria sintetică, *darwinismul clasic* prezintă unele diferenţe. Astfel, deşi teza selecţiei naturale este de factură statistică, cantitativă, Darwin nu a apelat la calcule, ci numai a intuit esenţa procesului. Este cunoscut faptul că darwinismul nu a beneficiat de o bază de argumentări şi interpretări genetice moderne. Din această cauză se considera, de exemplu, că o mare parte din variabilitatea genetică este eliminată prin acţiunea selecţiei naturale. Astăzi se ştie că o alelă recesivă nu poate fi eliminată chiar în cazul cînd în stare homozigotă este extrem de dăunătoare, fiind păstrată prin indivizii heterozigoţi. Pe de altă parte unele genotipuri homozigote dezavantajoase pot fi păstrate datorită normei de reacţie.

În sfîrşit, darwinismul clasic era mai mult orientat spre studierea macroevoluţiei, adică a procesului de individualizare a unităţilor taxonomice mari: familii, ordine, clase. Este de altfel semnificativ faptul că în perioada de înflorire a acestei concepţii de la sfîrşitul secolului trecut, Ernst Haeckel pune bazele teoriei filogenetice moderne de clasificare. În schimb evoluţionismul actual are în vedere mai ales procesul microevoluţiei, prin adîncirea analizei asupra transformării evolutive a organismelor. Din acest punct de vedere sînt desigur multe avantaje: unele faze pot fi surprinse în răstimpul unei generaţii umane, iar controlul schimbărilor genotipice şi fenotipice se poate realiza cu acurateţe. De fapt ambele procese nu sînt diferite decît prin gradul de divergenţă realizat: cel al macroevoluţiei fiind mai adînc impunînd un interval mai mare de timp. Este necesar deci să menţionăm ideea lui Th. Dobzhansky că în cazul celor două procese nu intervin factori diferiţi. Se poate deci defini evoluţia biologică ca un proces de schimbare a bazei genetice

Scanned with OKEN Scanner

a populației, speciei și unităților superioare. Schimbările care intervin sînt concretizate fie în ceea ce privește frecvența diferită a unei gene (sau grupe de gene), fie în ceea ce privește manifestarea unor gene noi. Evoluția înseamnă deci nu numai ceea ce se înregistrează direct prin modificări perceptibile de factură morfologică sau mai puțin vizibile, privind fiziologia sau ecologia indivizilor, ci însăși schimbarea bazei ereditare a acestor caractere fenotipice.

Scanned with OKEN Scanner

II. POPULAȚIA ȘI SPECIA

Analizînd procesul microevoluției, teoria sintetică are în centrul atenției sale noțiunile de populație și specie.

Definirea noțiunii de specie este dificil de dat pentru că speciile concrete sînt atît de diferite încît criteriile comune aproape se pierd din vedere sau sînt greu de pus în valoare. În cele mai multe cazuri speciile sînt identificate pe baza unor criterii morfologice, care variază însă de la un grup la altul. Cercetările ecologice relevă de asemenea faptul că indivizii unei specii pot fi recunoscuți în raport cu ai alteia apropiate prin modul specific în care se manifestă față de aceleași condiții ale mediului. Se pare, așa cum afirmă K. M. Zavadski, că există următoarele zece astfel de trăsături ale speciei:

1 — Nivelul numeric; specia fiind o unitate supraindividuală este formată din mai mulți indivizi. Un nivel numeric minim pentru supraviețuire este impus de presiunea factorilor de mediu, care provoacă o mortalitate continuă a indivizilor.

2 — Tipul de organizare; speciile sînt recunoscute după caracterele morfo-fiziologice specifice indivizilor care le alcătuiesc, datorate unui patrimoniu ereditar propriu.

3 — Reproducerea; specia este un sistem biologic cu capacitatea de a se reînnoi continuu prin mortalitate și natalitate. Nivelul numeric permite un fond de indivizi reproducători suficient de mare pentru a asigura o descendență care să reziste presiunii mediului. Deși se schimbă de la o generație la alta, patrimoniul genetic, în linii mari, este conservat.

Scanned with OKEN Scanner

4 — Discontinuitatea; între speciile apropiate se manifestă hiatusuri sau discontinuităţi manifestate în mod concret prin lipsa de indivizi intermediari. Aceasta face de altfel imposibilă încrucişarea între indivizii aparţinînd la două specii diferite. Discontinuitatea este urmarea acţiunii procesului de divergenţă evolutivă prezentat anterior.

5 — Determinismul ecologic; fiecare specie prezintă anumite caracteristici ecologice în legătură cu nivelul trofic pe care este situată şi cu funcţiile pe care le îndeplineşte în acest nivel.

6 — Determinismul geografic; speciei îi este caracteristic un areal (teritoriu în care sînt întîlniţi indivizii care o alcătuiesc).

7 — Diversitatea formelor; specia este un sistem complex, heterogen genetic. Această trăsătură este concretizată în existenţa unei structuri a speciei.

8 — Caracterul istoric: specia are o istorie, adică se manifestă pe parcursul unui anumit interval de timp. Ea se diferenţiază dintr-o specie ancestrală şi la rîndul ei, fiind supusă continuu acţiunii factorilor evoluţiei, poate conduce la formarea uneia sau mai multor specii noi.

9 — Stabilitatea; în intervalul existenţei sale specia evoluează. Cu toate acestea indivizii unei generaţii nu sînt diferiţi vizibil de cei ai generaţiei anterioare iar caracteristicile morfofiziologice fundamentale ale indivizilor se menţin pe tot parcursul istoriei speciei. Stabilitatea trebuie întrevăzută ca un echilibru dinamic de factură statistică.

10 — Integralitatea; fiind un sistem, specia prezintă mecanisme integratoare. Unul dintre cele mai vechi descoperite este cel al interîncrucişării la speciile cu sexualitate. El este menţionat în definiţia speciei dată încă de John Ray în 1686. Aspectului citat i se adaugă migraţia între populaţiile componente, specializările cu funcţionalitate ecologică pentru indivizii aceleiaşi familii sau grup, comportamente caracteristice care contribuie la supravieţuirea indivizilor unui grup (turmă, stol etc.) sau chiar transmiterea experienţei prin învăţarea puilor tineri de către adulţii speciilor evoluate.

Scanned with OKEN Scanner

Se consideră că numai grupul de indivizi care îndeplinește toate aceste condiții de principiu poate fi socotit drept specie. Trebuie însă să remarcăm că, dacă am analiza speciile cunoscute pînă astăzi, un număr destul de mare nu întrunesc toate aceste zece condiții. Sînt patru excepții de la criteriile citate, pe care le vom prezenta în cele ce urmează:

1. O excepție de la criteriul privind tipul de organizare o prezintă *speciile gemene* sau *speciile-sozii*. Există multe grupuri de specii care nu se pot identifica după morfologia indivizilor componenți, pentru că acest specific nu există. Diferențele genetice dintre speciile gemene se manifestă ecologic, fiziologic, comportamental, dar nu morfologic. Lipsa unui tip de organizare specific implică și absența discontinuității morfologice. Cazuri de specii gemene sînt cunoscute la insecte: de exemplu *Drosophila persimilis* și *D. pseudoobscura* formează un cuplu de astfel de specii. Un alt grup de specii gemene este format din speciile tropicale de *Drosophila willistoni*, *D. paulistorum*, *D. equinoxialis* și *D. tropicalis*. Grupul „*maculipennis*" de țînțari anofeli este format din șase specii gemene cu morfologie identică: *Anopheles maculipennis*, *A. atroparvus*, *A. messeae*, *A. labranchie*, *A. sacharovi* și *A. subalpinus*. La protozoare fiecare dintre „speciile" de *Paramoecium bursaria* și *P. aurelia* par să fie cîte un grup de specii gemene.

2. O altă categorie de excepții se referă la criteriul privind reproducerea. Mulți autori consideră că lipsa reproducerii sexuate de la *organismele agame*, ca factor esențial de asigurare al integralității genetice, implică imposibilitatea de a se considera că aceste organisme sînt constituite în specii. Este drept că problema asigurării integralității genetice la speciile agame nu este satisfăcător studiată; nu se poate însă nega existența organizării specifice în acest caz deoarece și organismelor agame le sînt caracteristice trăsături care permit identificarea speciilor ceea ce reflectă în ultimă instanță prezența unor mecanisme ce asigură integralitatea. La astfel de specii în lumea animală reproducerea se reali-

Scanned with OKEN Scanner

zează fie pe cale asexuată (ca de exemplu la multe protozoare din grupul flagelatelor și rizopodelor) fie pe cea partenogenetică (ca la unele celenterate, viermi rotiferi și anelizi, crustacee de felul „puricilor de baltă", insecte etc.). Se pare că migrația reprezintă un factor important de asigurare a integralității genetice a speciilor agame. Dacă, de exemplu, într-o populație a apărut o mutantă utilă, frecvența ei va crește în descendență printr-o proporție mai ridicată de supraviețuire a indivizilor. Creșterea frecvenței face probabil ca între indivizii migranți spre o altă populație să fie cuprinși, mai mult sau mai puțin, și indivizi mutanți. Mutația, dacă este avantajoasă, ajunge treptat să fie reprezentată în cea mai mare parte a populațiilor speciei cu o frecvență suficient de mare pentru a caracteriza specia.

3. Diversitatea formelor la specii cu largă variabilitate impune o altă dificultate de definire a speciei. Un caz clasic în această privință este cel al „cercului de rase". La pescărușii nord-europeni (*Larus fuscus*) se constată coexistența fără interîncrucișare cu specia americană *Larus argentatus*. O verificare mai bună a celor două specii nici nu se poate imagina! Și totuși în nordul Asiei există rase intermediare de pescăruși la care se observă procese de hibridare (fig. 11 **a**). De fapt formele nord-americane care vin pe țărmurile nord-europene exprimă rezultatul final al acumulării diferențelor treptate de la o rasă la alta și sînt considerate ca formînd o specie diferită. Un caz similar este citat de B. Rensch

---

← Fig. 11. — Speciația geografică prin „cercuri de rase"; **a** — la pescăruși: A_1+A_2 — *Larus argentatus argentatus*; B_1+B_2 — *L. argentatus vegae*; B_3+B_4 — *L. argentatus fuscus* (format din C_2); C_2 — *L. argentatus cachinnans*; C_1 — *L. argentatus mongolicus* (hibrid $B_1 \times C_2$); D. — *Larus glaucoides*; 1. — convieţuire simpatrică a subspeciilor *argentatus* și *fuscus* fără încrucișare; **b** — *La Parus major*: cu hașuri orizontale — subspecia major; cu hașuri verticale — subspecia *cinereus*, cu puncte — subspecia *minor*; 1, 2 — zone de hibridare, 3 — convieţuire simpatrică fără hibridare între *major* și *minor* (după E. Maye, 1966).

Scanned with OKEN Scanner

(1933), autorul noţiunii de „cerc de rase". El se referă la rasele piţigoiului mare (*Parus major*), care se distribuie în Asia, la nord şi la sud de lanţul himalajan, avînd capacitate de interîncrucişare. În zona Amurului, rasele extreme coexistă însă fără a da naştere la hibrizi (fig. 11 b).

Este posibil ca în cazul unei specii cu areal larg, formată dintr-o multitudine de rase şi subspecii, diferenţele insesizabile să se acumuleze în aşa măsură încît formele extreme să nu se mai încrucişeze. Rezolvarea problemei necesită investigaţii numeroase şi minuţioase.

4. În sfîrşit, o altă dificultate în definirea speciei este impusă de caracterul ei istoric. Dificultatea este legată de cazul „*paleospeciilor*" sau „*speciilor succesive*", noţiuni date de A. J. Cain (1954). Presupunînd că un cercetător ar putea dispune de întregul şir de fosile al unei linii evolutive problema este cînd pot socoti modificările suficient de importante pentru a desemna de o parte şi de alta lor două specii diferite. Criteriile şi în acest caz sînt relativ subiective şi ţin de experienţa de sistematician a paleontologului. În plus însă, el desemnează speciile în directă legătură cu lacunele de fosile intermediare ceea ce, în multe cazuri, măreşte gradul de liberă alegere.

Specia deci este un sistem biologic greu de definit şi acest lucru este datorat în principal faptului că ea evoluează. Dacă speciile ar fi imuabile, fără legături de rudenie una cu alta, s-ar putea stabili un standard practic de identificare diferenţiată, iar pe plan teoretic probabil că s-ar putea imagina şi o definiţie convenabilă şi aplicabilă în toate situaţiile. Trebuie însă să fim fericiţi că lucrurile nu se desfăşoară atît de simplu şi că natura ne stimulează mereu cu noi întrebări.

În rîndurile de mai sus am amintit faptul că speciile sînt mai mult sau mai puţin structurate. Aceasta înseamnă că speciile, avînd în mare măsură patrimonii genetice diferite pentru indivizi diferiţi, sînt formate dintr-o serie de unităţi mai mici. În cazul unei specii cu maxim de diferenţiere din acest punct de vedere, se pot recunoaşte următoarele şapte tipuri de unităţi subordonate pornind în ordine de la cel

Scanned with OKEN Scanner

superior: semispecia, subspecia (sau rasa geografică), ecotipul (sau rasa ecologică locală), populația locală, ecoelementul, grupul morfobiologic și biotipul. Primele patru, inclusiv populația locală sînt cunoscute și sub numele de unități *alopatrice*. Adică astfel de unități de la subspecie pînă la populația locală prezintă un areal propriu care nu se suprapune peste arealul altei subspecii respectiv populații locale. Unitățile mai mici decît populația (infrapopulaționale) sînt însă *simpatice*, adică convieţuiesc în arealul comun al populației din care fac parte. Biotipul este unitatea cea mai mică, caracteristică speciilor sexuate cuprinzînd indivizii cu patrimoniul genetic similar. Pentru speciile agame unitatea corespunzătoare este linia pură sau clona formată din descendenții aceluiași părinte.

Dar nu toate cele șapte unități sînt întîlnite în cazul fiecărei specii. Unitățile mai mari decît populația se manifestă cînd specia este formată din numeroase populații distribuite într-un areal geografic relativ larg, ceea ce permite o acțiune diferențiată a selecției naturale. Ele lipsesc în cazul în care între populațiile speciei nu se manifestă diferențieri și cu atît mai mult atunci cînd specia se reduce la o singură populație. La rîndul lor populațiile pot fi formate din grupări de indivizi relativ diferite una de alta existînd deci unitățile infrapopulaționale sau acestea pot să lipsească. Cazul din urmă se poate manifesta și în cadrul populațiilor cu variabilitate largă individuală dar la care nu se identifică gruparea acesteia în jurul unor tipuri morfo-fiziologice sau ecologice. Se poate înțelege deci faptul că dintre subunitățile speciei doar populația are caracter de universalitate, celelalte putînd fi prezente sau lipsi de la o specie la alta. Din această cauză populația locală este o unitate extrem de importantă pentru procesul evolutiv.

Populația locală este cea mai mică unitate alopatrică. În mod practic în cadrul arealului speciei teritoriile favorabile existenței indivizilor ei reprezintă areale ale populațiilor locale. De exemplu, pentru șoarecele de pădure care trăiește în Europa centrală, zonele nefavorabile sînt formate din apele curgătoare sau stătătoare ca și de golurile alpine sau zonele

Scanned with OKEN Scanner

de cîmpie. Petecele rămase pe hartă, suprapuse peste pădurile de deal şi munte, desemnează aproximativ populaţiile speciei din punct de vedere teritorial.

Desigur însă că nu se pot reduce la aspectul biogeografic toate caracterele definitorii ale populaţiei. Ţinînd seama de faptul că este o unitate supraindividuală, populaţia se poate caracteriza în raport cu cele zece caractere ale speciei, multe fiind comune. Concret: două caractere ale speciei lipsesc populaţiei locale (respectiv discontinuitatea şi determinismul ecologic), iar alte două se manifestă mai atenuat (adică tipul de organizare şi caracterul istoric). Caracterele comune cu specia sînt următoarele: nivelul numeric, reproducerea, determinismul geografic, diversitatea formelor, stabilitatea şi integralitatea. Vom prezenta succint doar diferenţele dintre populaţia locală şi specie.

Evident două caractere ale speciei lipsesc cu desăvîrşire populaţiei şi anume discontinuitatea şi determinismul ecologic. Manifestarea discontinuităţii ar implica izolarea reproductivă a populaţiilor între ele prin lipsa indivizilor cu caractere intermediare care să permită încrucişarea. Nu ar mai fi deci vorba de populaţii ale aceleiaşi specii ci de tot atîtea specii diferite. Determinismul ecologic al unei populaţii în raport cu celelalte ar însemna o ecologie proprie ceea ce ar avea urmări similare: separarea populaţiei ca o specie diferită.

Caracterele care se manifestă mai atenuat în cazul populaţiei locale în raport cu specia sînt: tipul de organizare şi caracterul istoric. Lipsa discontinuităţii între populaţiile unei specii are drept consecinţă lipsa unui tip specific de organizare pentru fiecare în parte materializat prin caractere morfo-fiziologice specifice indivizilor care să permită recunoaşterea apartenenţei lor la o populaţie sau alta. Cu toate acestea criteriul citat nu poate fi negat în totalitate diferenţele manifestîndu-se în ceea ce priveşte frecvenţa genelor şi chiar prin prezenţa a unor mutante ce lipsesc în populaţiile vecine. Diferenţele deci nu sînt radicale, în cele mai multe cazuri, dar ele permit, pe plan statistic caracterizarea unei populaţii în raport cu alta vecină. Acesta este cazul populaţiilor unei specii care nu este subdivizată în sub-

Scanned with OKEN Scanner

specii sau rase. O situaţie similară se păstrează şi pentru populaţiile aceleiaşi rase sau subspecii. Deci, dacă populaţiei nu i se poate atribui un tip de organizare, din punctul de vedere citat, în schimb ea nu este lipsită de caracteristici genetice specifice. Tipul de organizare nu este evidenţiat deci prin caractere specifice bine delimitate, deşi fiecare populaţie are un fond genetic neidentic cu al celorlalte.

Caracterul istoric se manifestă la rîndul său atenuat în ceea ce priveşte populaţia locală în raport cu specia. Dacă specia este formată din mai multe populaţii, şi acesta pare cazul cel mai frecvent, dispariţia unei populaţii îi poate urma refacerea acesteia în mare măsură cu caracteristici similare. Dar după dispariţia unei specii, se poate prevedea cu o neînsemnată şansă de risc, că este aproape imposibilă refacerea ei chiar dacă forma de provenienţă este prezentă. Dispariţia unei specii înseamnă eliberarea unei nişe ecologice care este rapid ocupată de concurenţi. Presiunea luptei pentru existenţă împiedică în mare măsură şansa de refacere a speciei dispărute, din cauză că forma ancestrală nu prezintă specializările necesare pentru a învinge concurenţa în nişa ecologică a speciei dispărute. Dispariţia unei populaţii aparţinînd unei specii pluripopulaţionale nu înseamnă însă pierderea nişei ecologice pentru populaţiile speciei. Chiar dacă concurenţii ocupă locul rămas liber, situaţia nu este nefavorabilă. Indivizii migranţi din alte populaţii sînt posesori ai specializărilor eficiente care au permis vechii populaţii să reziste presiunii mediului. Noua populaţie se poate reface lent, stînjenită de concurenţă, dar sigur, datorită caracteristicilor adaptative ale speciei care i-a permis acesteia să cucerească în arealul său, nişa ecologică. Se poate conchide că refacerea unei populaţii pentru o specie formată din mai multe populaţii este posibilă datorită lipsei determinismului ecologic ca un criteriu de definire al populaţiei locale.

Acestea sînt, pe scurt, trăsăturile definitorii pentru specie şi populaţia locală. Să încercăm acum să aruncăm o privire asupra proceselor genetice care stau la baza fenomenului de variabilitate populaţională, materialul de bază pentru desfăşurarea evoluţiei.

Scanned with OKEN Scanner

III. BAZELE GENETICE ALE VARIABILITĂȚII

Astăzi este bine stabilit faptul că în lipsa variabilității procesul evoluției nu s-ar putea manifesta. Este însă necesar să subliniem că nu orice fel de variabilitate este importantă din acest punct de vedere. Rolul fundamental îl joacă variațiile individuale datorate unei diferențe genetice care se pot transmite de la o generație la alta, datorită calității lor de a fi ereditare

Fără îndoială că la baza înțelegerii actuale a acestor probleme stau legile lui Gregor Mendel (1865) și binecunoscuta teorie cromozomială a eredității formulată de școala lui Thomas Hunt Morgan.

Gregor Mendel (1822—1884) a descoperit două legi fundamentale pentru explicarea capacității organismelor de a transmite la descendenți caracterele înscrise în zestrea ereditară. Cele două legi sînt: 1) legea purității gameților sau legea segregării genelor; 2) legea liberei combinații a genelor. Perioada în care a efectuat experiențele (1857—1865) ce l-au condus la enunțarea celor două legi se caracteriza printr-o febrilă căutare a unei teorii materialiste prin care să se explice fenomenele de transmitere a caracterelor de la părinți la urmași. Legile lui Mendel se referă la modul cum se realizează această transmitere în cazul unor populații, devansînd aproape cu patru decenii sistemul de gîndire care se manifesta în acea vreme. Fără a avea la îndemînă deci o teorie referitoare la corpusculii materiali transmițători ai eredității, Gregor Mendel interpretează corect faptele rezultate din experiențele pe care le-a întreprins. Cercetările le-a efectuat asupra unor soiuri de mazăre, cu caractere distincte (ce se

recunosc ușor și fără dubii) ca de exemplu: culoarea tegumentului bobului de mazăre (galben sau verde) sau aspectul tegumentului (neted sau zbîrcit). Caracterele au fost interpretate, în mod corect, ca fiind datorate unei perechi de factori ereditari; în concepția actuală se folosește termenul de gene. De exemplu, în experiențele sale, Mendel a polenizat florile unor plante care vor forma boabe verzi, cu polen de la plante ce vor forma boabe galbene. În prima generație, toți descendenții au dat naștere la boabe galbene. Într-un cuplu de factori ereditari, ca cel citat, Mendel a numit *dominant* factorul care se manifestă *fenotipic** în prima generație rezultată din încrucișarea indivizilor, iar cel care nu se manifestă a fost numit *recesiv*. Evident, din polenizarea și fecundarea încrucișată între părinți cu caractere distincte vor rezulta descendenți hibrizi. Pentru cazul citat aceștia vor fi: *Gv* — adică deși toți vor forma boabe galbene (datorită faptului că acesta este un caracter dominant), jumătate de factorii ereditari (gene) vor determina caracterul de verde, care nu se manifestă fiind recesiv. Părinții, cu ambele caractere manifestate erau de două tipuri diferite: *GG* și *vv*. Formarea descendenței de tip *Gv* impune ideea că celulele reproducătoare prezintă doar jumătate din factorii ereditari (gene) ai părinților, fiind deci fie *G*, fie *v*. Polenizarea încrucișată între părinți *GG* și *vv* înseamnă de fapt combinarea gameților de tip *G* cu cei de tip *v*, după fecundare formîndu-se o celulă-ou de tip *Gv* a cărei creștere și dezvoltare va da naștere la descendenții hibrizi. În acest fel ajunge Mendel să formuleze *prima sa lege*: la formarea gameților oricărui organism hibrid, factorii ereditari proveniți de la fiecare dintre cei doi părinți se separă, hibridul producînd cu o probabilitate egală două tipuri de gameți; unul purtător al factorilor ereditari paterni, celă alt ai celor materni.

* *Fenotip* — totalitatea caracterelor și însușirilor unui individ (morfofiziologice, ecologice, comportamentale) care se pot depista prin studierea sa. De remarcat că fenotipul exprimă numai o parte din caracterele genotipului. Prin *genotip* se înțelege totalitatea caracterelor unui individ, atît cele manifestate (fenotipice) cît și cele latente, care pot apare abia la urmași.

Scanned with OKEN Scanner

Efectuînd în continuare experienţe de polenizare încrucişată, Mendel obţine a doua generaţie la care indivizii galbeni (de tip *GG* sau *Gv*) sînt de trei ori mai mulţi decît cei verzi (de tip *vv*). Analiza modului de combinare a gameţilor, după rigorile cunoştinţelor noastre actuale, ne permite să înţelegem acest proces astfel: dacă se combină gameţi *G* şi *v* de tip matern şi *G* şi *v* de tip patern, pentru fiecare sex gameţii de un fel fiind jumătate (50% sau 0,5), rezultă următoarele combinaţii genetice:

		gameţi paterni	
		G(0,5)	*v*(0,5)
gameţi materni	*G* (0,5)	*GG* (0,25)	*Gv* (0,25)
	v (0,5)	*Gv* (0,25)	*vv* (0,25)

Adică vor rezulta următoarele tipuri de descendenţi:
— *GG*: 0,25 sau 25%
— *Gv*: 0,50 sau 50%
— *vv*: 0,25 sau 25%
Total 1,00 sau 100%

Se observă deci că legea purităţii gameţilor se confirmă pentru că numai acceptînd această idee (a purităţii gameţilor şi a combinării lor întîmplătoare) se pot obţine date care să corespundă rezultatelor experimentale. Mendel a obţinut astfel, prin experienţe, 3 părţi indivizi cu caracterul galben la o parte indivizi cu caracterul verde sau 75% indivizi cu caracterul galben la 25% indivizi cu caracterul verde. Or, datele de mai sus, obţinute prin calcul, acceptînd legea purităţii gameţilor sînt similare: 75% indivizi cu caracter galben (adică 25% *GG*+50% *Gv*) şi 25% indivizi cu caracter verde (adică 25% *vv*).

Scanned with OKEN Scanner

Indivizii pe care Mendel îi numea hibrizi (în cazul nostru *Gv*) au fost desemnați după 1900 de către W. Bateson cu termenul mai precis de *heterozigoți* (adică cu gene diferite pentru același caracter). Același genetician american numește indivizii cu ambele gene identice pentru același caracter (de tip *GG* sau *vv*) drept *homizogoți*. În 1909, W. Johanson propune termenii de *genă* (în locul celui de factor ereditar) și a celor de *genotip* și *fenotip*. În cazul descendenților din generația a doua obținuți de Mendel, 75% aveau fenotip galben și 25% verde. Din punct de vedere al genotipilor 25% erau *GG*, 50% *Gv* și 25% *vv*.

Pentru prima lege a lui Mendel, rezultatele experimentale se mai pot formula și astfel: datorită purității gameților și combinării lor întîmplătoare, în urma reproducerii sexuate care implică două genotipuri homozigote (fiecare cu o pereche de gene diferite), în prima generație de descendenți toți indivizii vor fi heterozigoți, iar în a doua se va produce fenomenul de *segregare* (împărțire) a acestei baze ereditare în proporția de un genotip homozigot (pentru prima genă), două genotipuri heterozigote și un genotip homozigot (pentru a doua genă). Deci din încrucișarea între două genotipuri homozigote datorate prezenței a două gene pentru același caracter, în generația a doua, cea a segregării, se va manifesta proporția 1 : 2 : 1 între genotipuri. Dacă una din gene este dominantă genotipul heterozigot și cel homozigot dominant se vor manifesta fenotipic în mod similar, iar proporția va fi 3 la 1 între fenotipul dominant și recesiv, adică exact proporția găsită de Mendel în cercetările sale.

Cert însă că *un individ nu are un singur tip de caractere*. Adică boabele de mazăre pot avea tegument galben sau verde și în același timp acesta poate fi neted sau zbîrcit. Desigur aceste caractere privesc numai o parte din plantă, respectiv fructul. Lor li se adaugă o serie întreagă de alte caractere privind alte părți ale plantei. Mendel și-a pus astfel întrebarea ce raporturi există între proporția în care apar în descendență mai multe caractere care se referă la însușiri diferite ale indivizilor. Pentru aceasta el a urmărit descendența unor indivizi diferiți prin două și mai multe caractere

Scanned with OKEN Scanner

depistabile. Astfel, el a observat că dacă se polenizează mazăre cu bobul neted și galben (genotip *NNGG*) cu polen de la plante de mazăre ce produc boabe zbîrcite și verzi (genotip *zzvv*), în generația a doua, cea a segregării se obțin următoarele categorii de fenotipuri: 9/16 — *NG*, 3/16 — *Nv*, 3/16 — *zG* și 1/16 — *zv*. Acestea fiind rezultatele experimentale, întrebarea este dacă transmiterea celor două caractere este independentă sau corelată. Dacă este independentă, atunci pentru fiecare caracter proporția între fenotipi va fi de 3 la 1 ca mai sus, dacă este corelată proporțiile vor fi diferite.

Se poate face o socoteală simplă pentru a da răspunsul la întrebare. De exemplu, în ceea ce privește caracterele privind culoarea tegumentului vor fi următoarele proporții:

— galben (caracter dominant): 9/16 *NG*+3/16 *ZG*=12/16

— verde (caracter recesiv): 3/16 *Nv*+1/16 *Zv*=4/16

Deci proporțiile vor fi: galben 12/16 sau 3/4 față de verde 4/16 sau 1/4. Se păstrează raportul de 3 la 1. Similar se poate demonstra păstrarea aceleiași proporții pentru al doilea grup de caractere.

Aceste rezultate l-au condus pe Mendel la formularea celei de-a doua legi care subliniază faptul că transmiterea caracterelor se realizează independent.

Cele două legi ale lui Mendel, publicate în 1865, într-o revistă locală din Brno, au fost valorificate abia începînd din anul 1900 cînd Hugo de Vries, Carl Correns și Erich Tschermak le-au redescoperit independent și le-au demonstrat importanța pentru genetica modernă. Legile lui Mendel au putut fi însă pe deplin utilizate abia după elaborarea în 1908 a teoriei cromozomice a eredității de către școala de geneticieni condusă de Thomas Hunt Morgan. Această teorie are două contribuții fundamentale care întregesc concepția lui Mendel. În primul rînd demonstrează care este baza materială a eredității, iar în al doilea precizează că există o serie de excepții față de legea a doua a lui Mendel, permițînd astfel generalizarea acesteia.

Teoria cromozomică este o teorie corpusculară, adică demonstrează că *zestrea ereditară a organismului este înmagazinată în formațiuni nucleare care se pot identifica în faza de*

diviziune a celulelor (*cu excepția amitozei*). *Aceste formațiuni nucleare* sînt *cromozomii*. Sigur că problema înmagazinării caracterelor ereditare a fost ulterior precizată prin cercetările de genetică moleculară, din care unele date esențiale au fost citate în prima parte a cărții.

Acceptarea teoriei lui Morgan a avut o importanță deosebită pentru înțelegerea legilor lui Mendel. Astfel, însăși legea purității gameților a putut primi un suport teoretic. Dacă cromozomii sînt purtătorii eredității, explicația primei legi devine foarte simplă. Se cunoștea astfel încă înainte de Morgan că un organism adult din regnul animal sau dintre plantele evoluate este *diploid*, adică este caracterizat printr-o garnitură cromozomială formată din perechi similare de cromozomi, încît numărul lor total este *2n*. În același timp gameții sînt *haploizi* avînd *n* cromozomi cîte unul din fiecare pereche. Acest număr *n* este caracteristic speciei. Dacă caracterele sînt purtate de cromozomi este lesne de înțeles faptul că perechile de cromozomi impun perechi de caractere pentru aceeași însușire, fie că acestea sînt identice (genotip homozigot), fie că sînt diferite (genotip heterozigot). Genele care determină pentru același caracter două nuanțe diferite sînt desemnate prin termenul de *alele*. De exemplu culoarea galbenă și verde a tegumentului boabelor de mazăre din experiențele lui Mendel este datorată unei *perechi alelice* de gene. De multe ori pentru un caracter nu există numai o pereche, ci un șir de gene polialelice. Indiferent că sînt două sau mai multe, *genele care se referă la un singur caracter, sînt situate în aceeași parte a cromozomului, într-un locus* (*loc*) *specific*. Genetica moleculară a explicat mai clar această teză a teoriei cromozomice.

Baza biochimică a stocării informației ereditare constă în succesiunea de nucleotide ce formează molecula de ADN. Se înțelege astfel că o genă anumită, este reprezentată de întreg șirul de nucleotide implicat în determinarea caracterului respectiv.

Teza situării fiecărei gene într-un locus specific pe cromozom este completată de *teza orînduirii lineare a genelor pe cromozom*. Aceasta rezultă în mod logic din structura macro-

Scanned with OKEN Scanner

moleculei de ADN la care fiecare din cele două catene este formată dintr-un şir de nucleotide. Structura catenară implică, deci, o aşezare lineară a informaţiei genetice, pornind de la unitatea cea mai mică care permite înmagazinarea ei, reprezentată prin codon, pînă la genă şi cromozom. Datele de genetică moleculară pe care le-am citat nu erau cunoscute în vremea elaborării tezei aşezării lineare a genelor pe cromozom; ele confirmă însă în mod strălucit teza lui Morgan.

Făcînd precizarea naturii corpusculare a eredităţii, genetica morganistă a confirmat experimental prima lege a lui Mendel. Cea de-a doua lege a lui Mendel, referitoare la transmiterea independentă a caracterelor, a fost însă completată prin alte două teze morganiste care i-au adus o serie de precizări. Ideea independenţei transmiterii genelor rămîne fundamentală. Dar dacă mai multe gene se află pe acelaşi cromozom, replicarea ADN-ului de tip semiconservativ, oferă posibilitatea de principiu ca toate aceste gene să fie transmise înlănţuit. Aceasta este *teza linkage*-ului care are următorul enunţ: *genele plasate pe acelaşi cromozom se transmit în descendenţă înlănţuit, în timp ce genele plasate pe cromozomi diferiţi se transmit independent*. Termenul de *linkage* este preluat din engleză (to link înseamnă a lega). Totalitatea genelor care se transmit înlănţuit formează *o unitate de linkage*. În general se poate ajunge la concluzia că, de fapt, există tot atîtea unităţi de linkage cîte perechi de cromozomi sînt caracteristice unei specii, adică *n*. Teza linkage-ului explică manifestarea de *caractere corelate* care au fost identificate la multe specii încă de Darwin, în analiza fenomenului variabilităţii. Şcoala lui Morgan a studiat de exemplu procesul de linkage dintre genele care la musculiţa de oţet (*Drosophila melanogaster*) determină manifestarea asociată a culorii negre a corpului cu prezenţa de aripi foarte mici, vestigiale.

Desigur că legarea tuturor genelor de pe un cromozom ar fi perfectă dacă nu ar interveni alte procese genetice care produc ruperea acestei înlănţuiri. Intervenţia acestora se poate manifesta cu o probabilitate mai mare cu cît distanţa dintre două gene ale cromozomului este mai mare. Astfel, experienţele morganiştilor pe musculiţa de oţet au demonstrat

Scanned with OKEN Scanner

că dacă se încrucișează indivizi mutanți cu aripi vestigiale (*v*) și corp de culoare neagră (*n*) cu indivizi heterozigoți (*CnLv*), care fenotipic se manifestă normal, adică cu aripi normale (*L*) și corp de culoare cenușie (*C*), aceste calități fiind dominante, în descendență se obțin următoarele proporții ale fenotipurilor:

Fenotipul	Proporția		
	Rezultate experimentale	După Mendel (independență a genelor)	După ideea linkage-ului total
1 — *CL*	0,415	0,56	0,50
2 — *Cv*	0,085	0,19	0,00
3 — *nL*	0,085	0,19	0,00
4 — *nv*	0,415	0,06	0,50
Total:	1,000	1,00	1,00

După cum se observă, rezultatele nu confirmă nici ideea mendeleană a transmiterii independente a genelor, nici pe cea a transmiterii absolut înlănțuite a lor. Adevărul este oarecum la mijloc. Genele, care de obicei se transmit înlănțuit, se pot transmite și independent. Această abatere de la procesul linkageului se datorește schimbului de porțiuni de cromatide* între cromozomii omologi. Prin acest schimb se poate întîmpla ca înlănțuirea genelor să fie tulburată, fiind evident că șansa acestei schimbări crește cu mărirea distanței dintre gene. Procesul citat a primit numele de *crossing-over* (în limba engleză de la to cross= a încrucișa și over=peste). Studii de genul celor citate au permis formularea *tezei crossing-*

* Un cromozom este format din două cromatide; fiecare dintre ele au aceleași gene. Gena poate fi exprimată pe cele două cromatide prin aceeași alelă sau prin alele diferite.

Scanned with OKEN Scanner

over-ului. Procesul se datorează apropierii într-un moment al diviziunii meiotice (în profază între stadiul de leptonem și cel de pachinem), a cromozomilor omologi. După ipoteza clasică a lui Janssens se presupune că s-ar produce tensionări ale cromatidelor care se pot rupe și suda la cromozomul pereche. Ipoteza clasică a ruperii și reunirii cromatidelor a fost reluată după anul 1961, cînd cercetările cu atomi marcați de carbon și azot au confirmat validitatea ei infirmînd ipoteza modernă a copierii alternative. Se pare însă că declanșarea mecanismului de producere a crossing-over-ului prin rupere și reunire a cromatidelor este datorat nu unor tensionări fizice, ci acțiunii de „crestare", a catenelor de ADN de către enzime specifice: endonucleaze. Atît procesele de crestare respectiv de rupere, ale catenelor, cît și resudarea lor ulterioară se realizează prin participarea unui lung șir de enzime. Față de forma clasică a ipotezei, care presupunea numai ruperea unei cromatide din cele două ale cromozomului, genetica moleculară afirmă modificări mai profunde a căror prezentare depășește cadrul lucrării de față. Ruperea și sudarea porțiunilor de cromatide la celălalt cromozom este un fenomen aleator, statistic; așa se explică frecvența constantă a crossing-over-ului la aceeași specie dacă condițiile acesteia de existență se mențin constante.

Sinteza celor două teze morganiste, cea a linkage-ului și cea a crossing-over-ului, a permis elaborarea concepției care stă la baza alcătuirii hărților cromozomiale, ce indică localizarea genelor pe fiecare cromozom în parte al speciei respective, distanțele fiind măsurate în așa-numitele unități de crossing-over. Este lesne de înțeles că dacă genele unui cromozom tind a se transmite înlănțuit, crossing-overul va afecta mai frecvent gene mai depărtate. Corelația între depărtarea genelor și frecvența de producere a fenomenului de crossing-over permite ca localizarea unei gene pe cromozom să fie măsurată în *unități crossing-over* ceea ce este, în acest fel, tot una cu a folosi unitățile sistemului metric. O unitate crossing-over corespunde cu un procent de producere al fenomenului de crossing-over la gene înlănțuite. Alcătuirea hărților cromozomiale a însemnat un progres enorm pentru

Scanned with OKEN Scanner

genetica teoretică şi aplicată, oferind o metodă cantitativă de cartare a caracterelor ereditare.

Teza linkage-ului şi cea a crossing-over-ului reprezintă astfel precizări importante referitoare la legea a doua a lui Mendel a transmiterii independente a genelor. Genele se transmit independent, ceea ce face ca genotipurile rezultante să aibă şansa statistică egală de manifestare, numai dacă ele se află pe cromozomi diferiţi. În cazul genelor aflate pe acelaşi cromozom, teoretic se poate spune că ele se transmit înlănţuit. În funcţie însă de distanţa la care se află una de cealaltă, procesul de crossing-over tulbură transmiterea înlănţuită a lor. Astfel genele unui cromozom se transmit în descendenţă atît legat cît şi independent, primul aspect dominînd în cazul distanţelor mici care le despart.

Faţă de cele două teze citate, celelalte două (cea a aşezării lineare a genelor pe cromozom şi a aşezării fiecărei gene într-un locus specific) precizează natura corpusculară a eredităţii. Thomas Hunt-Morgan şi şcoala sa formată din geneticieni, care şi-au cîştigat apoi un renume internaţional ca Bridges, Muller sau Sturtevant, a reuşit astfel în primele două decenii ale secolului XX să fundamenteze teoria cromozomică a eredităţii şi să pună bazele geneticii moderne.

Succinta prezentare a principiilor fundamentale ale geneticii permite să se întrevadă, în general, complexitatea dinamicii proceselor ereditare. Există, deci, numeroase procese care alterează transmiterea identică a caracterelor în descendenţă, de la simpla mascare a acestora pe plan fenotipic, prin acţiunea genelor dominante, pînă la transmitere înlănţuită sau de redistribuire a genelor prin *crossing-over*. Dar principalele procese genetice pe care se bazează variabilitatea ereditară sînt datorate mutaţiilor, recombinărilor genetice şi migraţiilor.

Noţiunea de *mutaţie* a fost deja citată în paginile anterioare. Definiţia ei a urmat o evoluţie sinuoasă din anul 1901, cînd este creat conceptul de mutaţie de Hugo de Vries şi pînă astăzi. Este deci necesar să preluăm o opinie autorizată şi poate cel mai nimerit ar fi să ne adresăm lucrării lui Theodosius Dobzhansky „Genetica şi originea speciilor", care este

Scanned with OKEN Scanner

una dintre cărțile fundamentale ale evoluționismului modern. Dobzhansky remarcă faptul că mutațiilor li se pot da cel puțin două definiții: „Într-un sens larg orice schimbare în genotip care nu este datorată recombinărilor descrise de Mendel este numită mutație. În sens îngust ea presupune o schimbare într-o singură genă, o variantă care este recunoscută a nu reprezenta o aberație cromozomială". Cu alte cuvinte Dobzhansky înțelege prin mutații, în sens larg acele schimbări elementare ale bazei genetice diferite de efectele datorate conlucrării genelor alele sau nealele reunite în genotipuri, datorate recombinării lor în procesul reproducerii sexuate. Pe plan fenotipic aceste recombinări ale genelor, procese diferite față de mutații, se pot manifesta prin modificări de caractere ca în cazul dominanței-recesivității, al dominanței incomplete, al polimeriei etc. Trebuie menționat faptul că recombinările genelor realizează variabilitatea genetică cea mai frecventă, mutațiile în sens larg avînd proporțional o contribuție mult mai redusă. În cazul speciilor asexuate variabilitatea ereditară datorată recombinării genotipurilor lipsește, întreaga această categorie de variabilitate fiind datorată mutațiilor. Termenul de mutații în sens larg cuprinde cel puțin două categorii: mutațiile stricte și aberațiile cromozomiale. În lucrarea sa, din 1970, „Biologia moleculară a genei" (Editura Științifică, în 1974,) cunoscutul genetician James D. Watson menține definiția largă a lui Dobzhansky afirmînd că: „mutațiile sînt schimbări în secvența perechilor de baze". Or, secvența bazelor azotate poate fi tulburată pe intervalul unei singure gene sau pe porțiuni mai mari.

În lucrarea pe care am citat-o Dobzhansky prezintă, de altfel și o clasificare a mutațiilor în sens larg care este astăzi suficient de cunoscută pentru ca autorul ei să fie uitat. El include astfel trei tipuri: 1. *mutațiile genice* (sau mutațiile în sens restrîns), 2. *aberațiile cromozomiale vizînd schimbări structurale* (numite de alți autori *mutații cromozomiale*) și 3. *aberațiile cromozomiale, implicînd schimbări numerice ale cromozomilor*, cunoscute și sub numele de *mutații genomice*. Celor trei categorii li s-a adăugat prin cercetările ulterioare o

a patra: *mutații plastidice* datorate modificărilor eredității citoplasmice (mutațiile plastidice fiind în prezent mai puțin cunoscute, vom fi nevoiți să ne referim numai la cele trei categorii inițiale de mutații).

1. *Mutațiile genice* sînt modificări ale secvenței de nucleotide corespunzătoare unui *muton* (după Benzer) sau, în sens mai larg, ai unei gene. Pentru că o genă ocupă un locus pe cromozom, se mai folosește și termenul de mutație de locus.

La începutul secolului s-a considerat că o *genă* reprezintă un caracter. În paralel s-a presupus că procesul mutagen afectează această unitate pe atunci considerată minimă. Descoperirea aberațiilor cromozomiale a impus ideea că unitatea cea mai mică de recombinare este o genă. S-au desemnat astfel cel puțin trei funcții mai importante ale genei: de determinare a unui caracter, funcția mutagenă și de recombinare a nucleotidelor. Ideea *o genă — un caracter* a suferit cel puțin două accepții diferite pînă astăzi. În 1941 Beadke și Tatum pledează pentru o caracterizare mai precisă a funcției mutagene pe care o îndeplinește gena considerînd că diferitele caractere morfologice, fiziologice, biochimice, ecologice sau comportamentale ale indivizilor unei specii sînt inegale din punctul de vedere al complexității lor. Cei doi geneticieni au considerat că este preferabil ca unitate de măsură pentru genă nu rezultat final al interacțiunii greu de controlat a unui șir imens de factori — cum sînt caracterele morfologice, fiziologice etc. —, ci un prim produs al genei, mai puțin modificat de factorii extragenici — acesta fiind reprezentat de o enzimă. Dar și această definiție, o genă — o enzimă, s-a modificat în ultimul deceniu, cînd s-a demonstrat că enzimele sînt proteine complexe formate de cele mai multe ori din mai multe lanțuri polipeptidice, fiecare sintetizat pe baza informației ereditare. Definiția acceptată actual este deci o genă — un lanț polipeptidic.

În 1957, S. Benzer demonstrează că cele trei funcții fundamentale ale genei nu sînt realizate practic de același număr de nucleotide din molecula de ADN. În acest fel au apărut

Scanned with OKEN Scanner

trei termeni noi care l-au înlocuit pe cel de genă: *muton*, *recon* și *cistron*. Unitatea cea mai mică genetic capabilă de mutație — *mutonul*, este reprezentată de o nucleotidă. Unitatea cea mai mică de recombinare — *reconul*, este la fel de mică — o nucleotidă. *Cistronul*, unitatea genetică de sinteză a unui lanț polipeptidic este evident cea mai complexă.

Noțiunea de genă a fost restrînsă în accepția modernă la funcția de cistron (sinteză a unui tip de ARN_m și prin acesta a unui lanț polipeptidic), de sinteză a ARN_s și ARN_r și (în cazul genelor operatoare) de control al celorlalte gene din blocul genic, respectiv.

Se înțelege astfel că mutonul este mai mic decît o genă, aceasta putînd fi afectată de mai multe mutații genice. Numărul de nucleotide afectat de mutația genică poate fi foarte diferit. Uneori este schimbată o singură nucleotidă, acest tip fiind cunoscut sub numele de *mutație punctiformă*. Este evident că schimbarea unui grup de nucleotide implică o modificare a informației genetice, ceea ce are ca urmare modificarea corespunzătoare a succesiunii de aminoacizi și respectiv a lanțului polipeptidic, a cărei sinteză depinde de gena ce a suferit mutația. Se pot produce însă și adăugări sau pierderi de nucleotide, ceea ce provoacă de asemenea o schimbare a informației ereditare.

2. *Mutațiile cromozomice* sînt modificări ce afectează aranjarea genelor în cromozomi. După Dobzhansky ele pot fi de două tipuri: unele cu pierdere sau cîștig de gene, altele cu păstrarea aceleiași cantități de material cromozomial, în ambele cazuri producîndu-se schimbări în secvența genelor*. Mutațiile cromozomice cu modificarea cantității de material genetic pot fi de două feluri: *deleții* și *duplicații*. Prin deleție se înțelege pierderea unei secvențe genice pentru un cromozom. Cînd deleția este terminală este cunoscută sub numele de *deficiență*. Dacă notăm cu literele alfabetului genele, procesul de deleția poate fi reprezentat astfel: ABC*DEF*GHI→ →ABEGHI. *Duplicațiile* sînt mutații care implică prezența

* Secvența genelor=ordinea genelor pe cromozom.

unei secvenţe genice de două ori în acelaşi cromozom, putînd fi alăturat sau nu. De exemplu:

ABCDEFGHI→ABC*DEF*GH*DEF*I.

Mutaţiile cromozomice cu păstrarea aceleiaşi cantităţi de material genetic şi reordonarea lui cuprind *inversiile* şi *translocaţiile*. *Inversia* este o aberaţie cromozomială care implică rotirea cu 180° a unei secvenţe genice, inversîndu-se astfel succesiunea acestora în fragmentul cromozomic afectat. De exemplu cromozomul ABC*DEF*GHI poate fi astfel modificat prin inversie: ABC*FED*GHI. Translocaţiile sînt schimburi de blocuri genice între cromozomi neomologi. Folosind aceleaşi notaţii ca mai sus ele pot fi reprezentate în felul următor:

ABCD*EFG*HI ABCD*NOP*HI

→

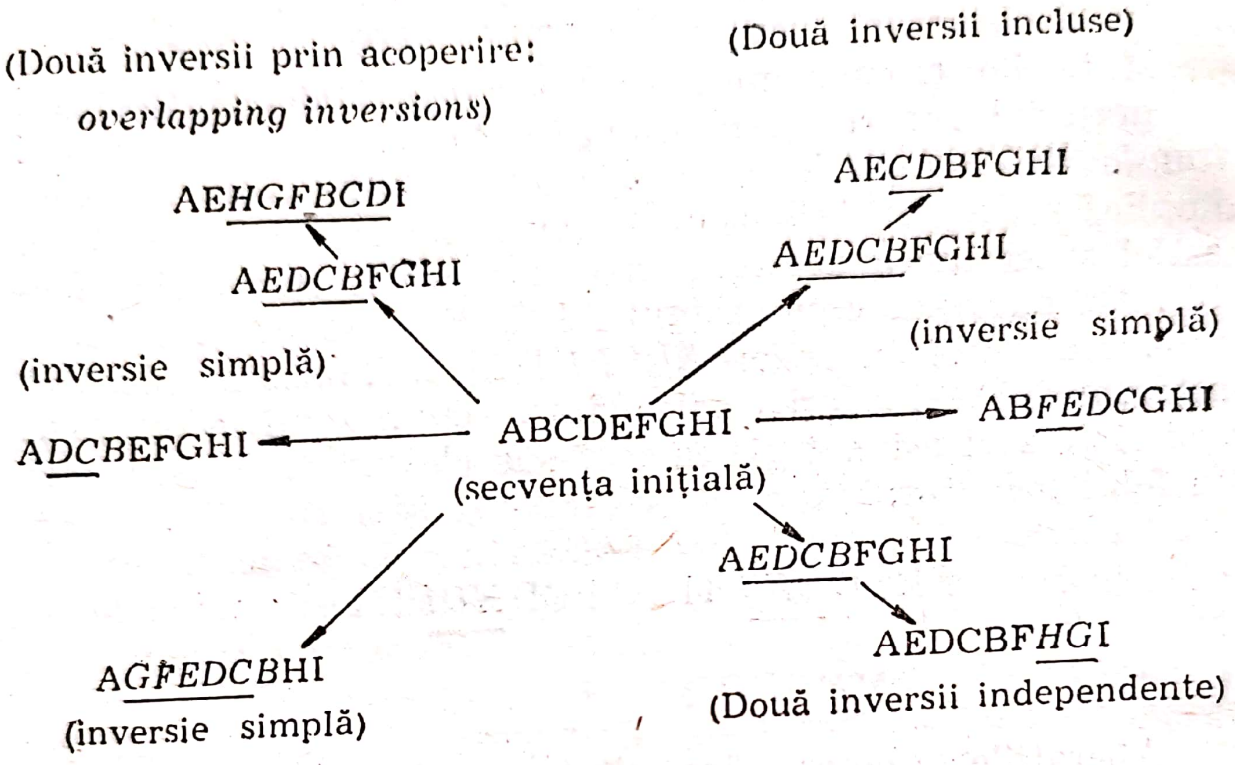
M*NOP*QR M*EFG*QR

Aberaţiile cromozomice citate produc însă modificări mult mai profunde secvenţei genelor din cromozomi prin repetarea mutaţiei care îi afectează pe porţiuni mai întinse sau mai restrînse şi cu localizări eventual diferite. De exemplu, Dobzhansky şi Sturtenvant (1938) şi Dobzhansky şi Epling (1944) au identificat faptul că două specii gemene: *Drosophila pseudoobscura* şi *D. persimilis* provin dintr-un singur genotip (standard) modificat prin procese de inversie succesive şi de diferite intensităţi. În acest fel secvenţa genelor din al treilea cromozom al genotipului standard s-a diversificat formînd peste zece tipuri de secvenţe la *D. pseudoobscura* şi opt la *D. persimilis*. Şi trebuie ţinut seama că aceste reorganizări de secvenţă a genelor sînt realizate printr-un singur tip de aberaţie cromozomială afectînd un singur cromozom.

Pentru exemplificare prezentăm cîteva secvenţe genice rezultate prin procese de inversie dintr-o secvenţă genică iniţială (schemă imaginată după datele lui Dobzhansky care

Scanned with OKEN Scanner

poate sugera diversificarea secvenţei genice standard în cele peste optsprezece tipuri de la *Drosophila pseudoobscura* şi *D. persimilis*).



S-ar părea că o aberaţie cromozomială se poate repeta de nenumărate ori, afectînd diferite porţiuni din cromozom. Dar procesul este limitat de formarea unor mutaţii cu viabilitate slabă. Mutaţiile cromozomiale, care implică modificarea cantităţii de material genetic mai ales prin pierdere (cum sînt deleţiile şi deficienţele), nu se pot produce repetat pe acelaşi cromozom în acelaşi mod ca inversiile pentru că s-ar solda cu dispariţia unei cantităţi prea mari de informaţie genetică care s-ar solda cu moartea organismului.

Cum pot afecta mutaţiile cromozomiale genotipul dacă, cu unele excepţii, ele nu afectează decît aşezarea genelor pe cromozom (de exemplu, genele rămîn aceleaşi pentru nucleu la inversii şi totuşi se înregistrează modificări genetice)? Răspunsul se găseşte în aşa-numitul *efect de poziţie*. În genetica clasică el nu îşi găseşte o explicaţie. În această concepţie schimbările genetice sînt induse exclusiv de absenţa sau prezenţa unor gene: efectul localizării lor pe cromozom era

neglijat nefiind înțeles. Este drept că, după 1930, au început să se efectueze unele observări asupra acestui efect. S-a descoperit astfel că unele translocații și inversii sînt letale sau produc modificări vizibile cînd sînt homozigote. Explicarea rolului localizării genelor pe cromozom a apărut însă abia după dezvoltarea geneticii moleculare. Prin deslușirea structurii biochimice a acizilor nucleici, a modului în care se stochează și utilizează informația genetică, cercetătorii s-au apropiat tot mai mult de înțelegerea efectului de poziție. S-a demonstrat astfel că genele sînt într-o strînsă interacțiune în directă legătură cu sincronizarea sintezelor enzimatice, pe baza informației genetice și a interacțiunilor cu citoplasma. După 1960 cînd se certifică acțiunea blocurilor genice pentru realizarea sintezelor proteice rolul efectului de poziție a fost clarificat cel puțin teoretic. Apariția teoriei *operonului* a lui Jacob, Monod și Lwoff, subliniază odată mai mult inegalitatea funcțională a genelor și organizarea acestora în blocuri operatoare.

3. *Mutațiile genomice* sînt aberații cromozomice legate de schimbări numerice ale cromozomilor. Există două tipuri posibile de astfel de modificări: prin reducerea unui set de cromozomi din organismul diploid și obținerea unui haploid (o reducere dincolo de această limită este imposibilă) și prin mărirea numărului de cromozomi și obținerea de poliploizi și aneuploizi.

Haploidia nu prezintă importanță pentru realizarea unor structuri genetice noi.

a) Prin *poliploid* se desemnează un organism al cărui cariotip este un multiplu mai mare de doi al numărului de bază (numărul haploid de cromozomi). Vom cita cîteva cazuri de poliploidie. Mărirea numărului de bază al cromozomilor caracteristici unei specii conduce la obținerea de autopoliploizi. Dacă poliploidul are însă cromozomi proveniți de la specii sau chiar genuri diferite, acesta este un alopoliploid. Pot rezulta însă și poliploizi micști ca de exemplu amfidiploizii, care sînt tetraploizi cu două garnituri diploide de cromozomi fiecare de la altă specie. Autoalopoliploizii pre-

Scanned with OKEN Scanner

zintă un cariotip format din mai multe seturi de cromozomi de la o specie și celelalte seturi de la altă specie sau alte specii. În unele țesuturi, ca urmare a unor divizuni celulare anormale se pot obține celule poliploide indivizii purtători fiind numiți endopoliploizi.

b) O a doua grupă mare de mutații genomice se referă la multiplicarea sau lipsa unor cromozomi față de numărul caracteristic speciei (2*n*), fenomen cunoscut sub numele de *aneuploidie*.

Din cele prezentate anterior asupra izolării reproductive a speciei s-ar părea că este contrazisă teoria speciei dacă acceptăm categoriile de poliploizi cu garnituri cromozomiale provenite de la specii sau genuri diferite. Dincolo de această aparență speciile sînt însă recunoscute teoretic ca unități genetic izolate, fără posibilități de interîncrucișare. Alopoliploidia nu este un simplu fenomen de alăturare a unor garnituri cromozomice de la taxoni diferiți. Dacă ar fi o simplă încrucișare procesul nu ar avea loc din cauza imposibilității de potrivire a cromozomilor doi cîte doi. Pentru producerea poliploidizării, acționează o serie de factori care modifică cursul normal al fecundării și al diviziunilor ulterioare. Factorii care acționează în declanșarea procesului de poliploidizare sînt foarte diferiți: fie fizici, (temperaturi joase de exemplu) fie chimici, ambele categorii blocînd în esență migrarea cromozomilor și formarea membranelor celulare. Un exemplu celebru de realizarea unui poliploid între două genuri diferite este cel al cercetătorului sovietic G. D. Karpecenko (1927) prin obținerea amfidiploidului *Raphanobrassica*. Poliploidul are o garnitură de 18 cromozomi (diploidă) de la *Raphanus sativus* (ridiche) alături de o garnitură de 18 cromozomi (tot diploidă) de la *Brassica oleracea* (varză). Dacă am presupune formarea unui hibrid între cele două specii, prin simplă reproducere, procesul ar fi imposibil. Cele două celule sexuale au cîte nouă cromozomi diferiți (un set de la ridiche altul de la varză). Din această cauză cromozomii nu se pot cupla formînd o placă metafazică. Intervenția unor factori de felul celor citați care modifică procesul normal al diviziunii permit o dublare a

Scanned with OKEN Scanner

fiecărei garnituri cromozomiale realizîndu-se celule capabile de diviziune care permit o dezvoltare normală a plantei amfidiploide.

Procesul poliploidizării spontane s-a dovedit a fi o sursă de variabilitate în cea mai mare măsură pentru plante. În schimb celelalte două categorii de mutații, cele genice și cromozomice, constituie o sursă de variabilitate a structurilor ereditare atît pentru plante, cît și pentru animale.

Variabilitatea genetică este datorată în foarte mare măsură *recombinării* alelelor și genelor în procesul fecundării gameților femeli de către cei masculi. În acest proces, prin reunirea garniturilor cromozomice haploide ale celor două celule sexuale se realizează genotipul viitorului individ. Prezența garniturii duble, deci a cromozomilor perechi permite interacțiunea dintre două alele situate în același locus pe fiecare dintre cei doi cromozomi și realizarea unor efecte extrem de diferite: de dominanță completă sau lipsă a dominanței. În același timp se manifestă și interacțiuni între locusuri diferite materializate prin fenomene de epistazie (mascarea acțiunii unei gene de către altă genă dintr-un locus diferit) sau complementaritate (realizarea unui fenotip prin acțiunea unor gene nealelice care este diferit de fenotipurile fiecărei gene în parte).

Recombinarea genetică produce o variabilitate practic infinită prin utilizarea aceleeași mutante existente în populație. Astfel, Mettler și Gregg (1974) arată că, dacă există n loci independenți în cariotip, fiecare cu cîte r alele în medie, numărul de genotipuri dialelice (luînd cîte două alele) va fi egal cu:

$$\left[\frac{r(r+1)}{2}\right]^n$$

De exemplu la $n=10$ și $r=4$, cei doi autori arată că se pot înregistra 10 bilioane de genotipuri dialelice*. Pentru a exprima mai plastic larga variabilitate ereditară realizat prin recombinarea unui număr restrîns de alele și loci, gene-

* Dialelic=din două alele.

Scanned with OKEN Scanner

ticianul german E. Baur (1930) ne prezintă, în mod sugestiv, cazul unui bărbat care are doar două costume diferite fiecare format din haină, vestă și pantaloni. Prin combinarea independentă a celor trei piese vestimentare din cele două costume, el ar reuși să realizeze practic opt costume diferite. Deci, față de mutații care sînt surse de noi variații ereditare, recombinarea genetică contribuie la sporirea variabilității prin regruparea caracterelor existente.

Recombinarea genetică cuprinde două categorii majore de procese: recombinarea mendeleană și crossing-over-ul. *Recombinarea mendeleană* se realizează în procesul de fecundație, cînd cariotipul haploid al gametului mascul și cel haploid al gametului femel refac garnitura cromozomială diploidă caracteristică speciei. Într-o fază anterioară acestui proces, în cursul diviziunii meiotice, fiecare cromozom a fost reorganizat din punctul de vedere al alelelor pe care le poartă prin *crossing-over*. În acest caz recombinarea genetică se realizează prin schimbul de alele între cromatidele cromozomilor omologi. Deci zestrea genetică a celulei ou depinde de setul de gene al cromozomilor omologi materni și paterni care a fost realizat în urma procesului de crossing-over și al recombinării mendeleene produse în urma fecundației.

Acestea fiind bazele genetice ale variabilității, vom încerca, în cele ce urmează, să dăm unele detalii asupra acestui fenomen care oferă materialul esențial și este condiția necesară a procesului evoluției speciilor.

Scanned with OKEN Scanner

IV. VARIABILITATEA ȘI EVOLUȚIA

Prin termenul de *variabilitate* se desemnează *diferențele existente între indivizii aceleiași specii*. Doi indivizi pot diferi prin informația genetică stocată. Pe plan fenotipic aceste diferențe se pot manifesta prin caractere mai mult sau mai puțin favorabile pentru supraviețuirea lor. Se poate însă ca diferențele să fie concretizate în caractere neutre, care să nu afecteze șansa de supraviețuire. Diferențele de informație ereditară prezintă caracteristica de a se transmite în descendență. Deci, sînt păstrate la generațiile următoare, permițînd astfel realizarea unui proces evolutiv. Multe diferențe datorate regrupării caracterelor sînt minore, încît numărul de genotipuri se simplifică. Genotipurile între care există diferențe semnificative formează un număr restrîns fiecare avînd o probabilitate de frecvență care s-ar păstra aceeași de la o generație la alta în lipsa acțiunii factorilor evolutivi. În prezența acțiunii acestora, cu excepția factorilor randomici*, modificările sînt direcționate și previzibile, diferențele între generații însemnînd un progres evolutiv. În acest fel se poate înțelege de ce variabilitatea genetică, prin faptul că permite transmiterea ei în descendență, are ca rezultat conturarea unui progres în realizarea unei adaptări.

Dar și între indivizii cu o zestre ereditară mai mult sau mai puțin similară se manifestă diferențe fenotipice. Chiar dacă diferențele afectează supraviețuirea selectivă a indivizilor, prin lipsa unei „acoperiri" genetice, progresul reali-

* Randomic = întîmplător. Ca factor randomic al procesului evolutiv este considerat driftul genetic.

Scanned with OKEN Scanner

zat de evoluţie este practic nul. În fiecare generaţie se păstrează practic aceeaşi zestre genetică, chiar dacă un număr de indivizi sînt eliminaţi.

Problema se pune însă diferit, dacă o judecăm din punct de vedere statistic. Să considerăm că într-o populaţie există nu un genotip, ci două, ceea ce, în linii mari permite o apropiere de situaţia din natură. Fiecare dintre cele două prezintă o variabilitate fenotipică, care afectează mai mult sau mai puţin supravieţuirea, aşa cum s-a presupus mai sus. Într-un astfel de caz ambele genotipuri vor rămîne în populaţie în proporţii diferite, depinzînd de proporţia variabilităţii fenotipice favorabile. Este evident că dacă un genotip este în general nefavorabil prin genele pe care le include, variabilitatea fenotipică va oscila în jurul acestei calităţi. Adică, în general, va fi nefavorabil, dar se vor întîlni şi fenotipi mai puţin nefavorabili şi într-o proporţie mică şi forme neutre sau poate chiar favorabile supravieţuirii. Statistic deci, genotipul va fi masiv eliminat, dar într-o proporţie mică va rămîne prezent în populaţie atît prin recombinări mendeleene ale genelor, cît şi prin fenotipii care au supravieţuit şi au produs descendenţi.

Iată deci că, deşi variabilitatea genotipică joacă un rol fundamental pentru evoluţie, cea fenotipică nu este de neglijat, deşi în majoritatea cazurilor are rolul unui jucător nehotărît care împiedică desfăşurarea rapidă a jocului. Poate că tocmai această „nehotărîre“ a variabilităţii fenotipice are un rol decisiv în favoarea supravieţuirii speciilor, atunci cînd evoluţia îşi schimbă cursul. Păstrarea, prin intermediul fenotipilor favorabili, a unor gene pentru moment nefavorabile, permite o mai mare adaptabilitate a speciei. Uneori se poate ca aceleaşi gene să fie revalorificate de selecţie, devenind favorabile odată cu schimbarea cursului evoluţiei.

În biologie totalitatea fenotipilor sub care se manifestă un genotip poartă numele de *normă de reacţie* a genotipului respectiv. Un exemplu clasic pentru norma de reacţie este oferit de morfologia diferită a frunzelor plantei acvatice *Sagittaria*. Se pot recunoaşte cel puţin trei tipuri de frunze: lanceolată (pentru frunzele submerse), reniformă (frunzele

natante) și sagitată (frunzele emerse deasupra nivelului apei). Planta, trăind în zona litorală a lacurilor, s-a observat că în cazul unor variații mari de nivel, cînd este în întregime emersă, toate frunzele sînt sagitate, iar în cazul unei totale submersii toate frunzele sînt lanceolate. Aceste fapte confirmă ideea unei multitudini de fenotipi pe baza unui singur genotip.

Dat fiind că toți fenotipii unei norme de reacție au o singură bază genotipică, ne putem întreba ce factori sînt responsabili de aceste diferențe. Pînă în momentul de față biologia a dat numai un răspuns de principiu acestei întrebări, ea fiind mai complicată decît pare implicînd complexe studii de biologie moleculară încă neefectuate. Este evident că diferențele sînt datorate condițiilor de mediu variabile. Ceea ce nu se cunoaște este modalitatea specifică de interacțiune a acestor condiții de mediu cu baza genetică încît rezultatul fenotipic să fie diferit. Sînt probabil implicate diferențe metabolice, ritmuri de creștere specifice, intervenția unor blocări și deblocări enzimatice etc. Răspunsul de principiu al manifestării normei de reacție a unui genotip îl putem găsi deci în convingerea geneticienilor actuali că informația ereditară a organismelor este utilizată după principiul conexiunii inverse, capabilă de rezultate nuanțate, și că zestrea genetică nu este un sistem informațional închis, așa cum presupunea *dogma centrală a geneticii**. O reprezentare plastică a normei de reacție o prezintă Dobzhansky sub forma unui set de ecuații în care cu A notează genotipul, cu $B_1 - B_n$ condițiile diferite de mediu și cu $C_1 - C_n$ totalitatea fenotipilor ce se manifestă:

$$A + B_1 = 2A + C_1$$

$$A + B_2 = 2A + C_2$$

$$A + B_n = 2A + C_n$$

* Dogma centrală a geneticii afirmă că informația ereditară este transmisă într-un singur sens: ADN→ARN→proteine, iar ADN-ul nu recepționează informații de la proteine încît mesajul ereditar nu este modificat în funcție de schimbările metabolice din celulă.

Scanned with OKEN Scanner

Semnificația biologică a acestei reprezentări cantitative o constituie procesul de creștere și diviziune celulară care implică noi cantități de substanțe. Baza genetică este dublată de fiecare dată rămînînd în principiu neschimbată, dar procesele biochimice și fiziologice sînt nuanțate și chiar diferite.

După E. Mayr variabilitatea nongenetică poate îmbrăca patru forme: (1) *variație în timp*, (2) *socială*, (3) *ecologică* și (4) *traumatică*.

1. *Variația în timp* cuprinde trei categorii: a) *diferențele de vîrstă*, mai bine evidențiate la organismele cu metamorfoză, b) *diferențele sezonale* ale indivizilor (ca de exemplu schimbarea blănii și penajului la mamifere și păsări) și c) *diferențele sezonale* ale generațiilor (de exemplu ciclomorfoza indivizilor partenogenetici de *Daphnia*).

2. *Variația socială* se referă la diferențele dintre castele insectelor sociale, excluzînd bineînțeles castele cu o altă bază genetică (de exemplu masculii haploizi de la albină față de lucrătoare și matcă care sînt indivizi diploizi). De altfel aceste diferențieri în caste au mai mult sau mai puțin la bază un mecanism, eco-fiziologic: hrană și îngrijire specifică a larvelor. S-ar putea deci ca această a doua formă de variații să fie inclusă în categoria variațiilor ecologice.

3. Categoria *variațiilor ecologice* este cea mai complexă cuprinzînd: a) *variații de habitat* (ecofenotipi adică fenotipi diferiți în funcție de diferențele mediului), b) *variația neurogenică a culorii*, c) *variația greutății individuale în funcție* de cantitatea de hrană, d) *variații datorate altor factori de mediu* (temperatură, chimism etc.).

4. *Variațiile traumatice* includ modificări datorate fie unor cauze accidentale, fie acțiunii paraziților.

Deși este clasificarea cea mai cuprinzătoare a variațiilor nongenetice, ea are un număr de puncte discutabile. Am amintit deja cîteva. Dar se mai pot adăuga altele; de exemplu schimbarea formei corpului la *Daphnia* pe parcursul genera-

Scanned with OKEN Scanner

ţiilor dintr-un an (fenomen numit ciclomorfoză) ca un caz de variaţie în timp este apreciată de către unii autori ca fiind indusă de factori ecologici (temperatură, turbiditate etc.). Ciclomorfoza este o variaţie în timp, dar nu se poate neglija cauzalitatea ecologică. Avînd ambele calităţi, în care categorie poate fi inclusă fără dubii? Partea discutabilă a clasificării lui Mayr este datorată lipsei unor caractere unitare pentru toate categoriile, ceea ce nu permite o delimitare perfectă a lor. De altfel, trebuie să recunoaştem că este şi dificil de a obţine o clasificare perfectă, fără puncte discutabile, fapt datorat complexităţii factorilor ce determină variaţiile nonereditare.

Nici în ceea ce priveşte *variabilitatea genetică* nu există mai puţine dificultăţi de clasificare. Caracterele morfologice, care au fost cel mai mult studiate de biologi, pot fi fie *calitative* (înregistrîndu-se prezenţa sau absenţa lor), fie *cantitative* (caractere măsurabile ca înălţimea sau greutatea), fie *meristice* (caractere care se obţin prin numărare ca de exemplu numărul de vertebre din coloana vertebrală sau radii din înotătoarele peştilor). Alţi autori preferă să împartă variabilitatea genetică pe baza categoriilor de provenienţă: *mutaţii genice, genomice, cromozomiale, recombinări genetice.* Această clasificare nu pare avantajoasă din cauză că acelaşi genotip poate cuprinde dacă nu toate cel puţin majoritatea categoriilor.

În afara acestor modalităţi de a grupa caracteristicile individuale de factură ereditară, majoritatea cercetătorilor folosesc o clasificare simplă care include: (1) *variabilitatea ereditară continuă* şi (2) *discontinuă.*

1. Prin *variabilitate ereditară continuă* se înţelege acel tip de variabilitate a indivizilor unei populaţii sau specii manifestat prin valori de diferite mărimi, de la cea mai mică la cea mai mare, fără posibilitatea de a se grupa într-un număr finit de tipuri, din cauza lipsei de discontinuităţi între diferitele clase de valori perceptibile. Dacă s-ar efectua măsurarea în întregime a indivizilor unei populaţii locale cu maximum de precizie s-ar obţine un şir mare de valori care se distri-

Scanned with OKEN Scanner

buie continuu. Este cazul variabilelor măsurabile prin unități de lungime, greutate, volum. Din punct de vedere matematic, valorile variabilității continui sînt reprezentate prin mulțimea numerelor reale. În unele cazuri unitatea de măsură se cuprinde de un număr întreg de ori și un număr finit de fracțiuni: de exemplu 7,34 cm sau 364,5 g etc. Valoarea este reprezentată printr-un număr rațional. De cele mai multe ori însă valoarea variabilei continui este reprezentată printr-un număr irațional, cu un număr infinit de fracțiuni care nu se repetă periodic (un număr zecimal cu o infinitate de cifre la dreapta virgulei). Deși cea mai mare parte din valorile variabilității continui sînt reprezentate prin numere iraționale, ele sînt rotunjite sau pur și simplu cercetătorul neglijează cifrele dincolo de un număr de zecimale. În acest fel se operează practic cu numere raționale, erorile implicate nefiind mari în cazul în care se iau în considerație suficient de multe zecimale proporțional domeniului de amplitudine al variabilității.

2. *Variabilitatea ereditară discontinuă* este reprezentată prin caractere calitative și meristice, care se grupează în jurul unor tipuri între care există delimitări mai mult sau mai puțin precise. Existența în cadrul aceleiași specii, în același loc (deci în aceeași populație) și în aceeași generație, a mai multor tipuri morfologice, fiziologice, ecologice etc. determinate de baze genetice diferite a primit numele de *polimorfism*.

Atît variabilitatea genetică continuă, cît și polimorfismul sînt determinate de existența unor diferențe ale bazei genetice. Se pare că în timp ce la determinarea tipurilor polimorfice conlucrează un număr redus de gene, uneori chiar alele (cazul clasic al mazării cu bobul galben și verde), domeniul atît de vast al variabilității continui este datorat interacțiunii a numeroase blocuri genice. De fapt, se pare că diferențele din punct de vedere genetic între cele două categorii de variabilitate sînt foarte subtile și aproape nesemnificative. Chiar în cazul polimorfismului se manifestă o complexă interacțiune între gene, deși apare evident pentru cercetă-

Scanned with OKEN Scanner

tor că numai o genă sau un număr limitat sînt determinante încît de cele mai multe ori celelalte interacţiuni sînt neglijate.

În cazul în care are de studiat problemele *variabilităţii continui*, pe lîngă cunoştinţele biologice, cercetătorul trebuie să apeleze la *metodele statistice*. Dat fiind că variabilitatea valorilor este continuă în intervalul de valori caracteristice speciei se impune gruparea lor în clase de dimensiuni. Gruparea ajută efectuarea calculelor ulterioare. Este necesar de asemeni a se măsura un lot semnificativ de organisme încît să se îndeplinească două condiţii: **1**) să existe şansa de a întîlni valori din toate clasele pentru care există frecvenţe reprezentative; **2**) lotul de valori obţinute să oglindească cît mai veridic aceste proporţii din populaţie.

Prin *amplitudine* a variabilităţii se înţelege domeniul de valori caracteristic speciei studiate şi este delimitată de valoarea minimă şi maximă întîlnită. Un studiu judicios cu măsurători suficiente va permite, evident, o cunoaştere mai apropiată de adevăr a amplitudinii de variaţie. *Clasele de valori* (notate în statistică cu X) sînt subunităţi egale ale intervalului de valori definit de amplitudinea de variaţie. *Mărimea intervalului* fiecărei clase este aceeaşi (fiind notată cu i). În cadrul fiecărei clase, la măsurarea unui lot suficient de mare de exemplare, se va înregistra un număr de valori cunoscut sub numele de *frecvenţă* a clasei respective (f). De obicei frecvenţele sînt mai mari pentru clasele din apropierea mediei şi tot mai mici cu cît clasele sînt mai îndepărtate. În cazul caracterelor de variabilitate continuă, în general valoarea medie se găseşte mai mult sau mai puţin în clasa din mijlocul amplitudinii de variabilitate. Valorile se distribuie astfel sub forma unei curbe în clopot numită curba Gauss (pe abscisă sînt notate clasele de dimensiuni, pe ordonată frecvenţele). Adică cele mai multe valori sînt cele medii, iar cele extreme sînt cele mai rare. De obicei datele se ordonează într-un tabel în care în prima coloană se notează clasele de valori, iar în a doua frecvenţele corespunzătoare. Se constată apoi care este clasa cu frecvenţa cea mai mare. Valoarea mijlocului acestei clase poate fi socotită ca *valoare modală* (M); în cercetări detaliate ea se stabileşte cu ajutorul unei formule. Clasa cu valoarea modală este socotită centrală notîndu-se cu zero, iar pentru fiecare clasă se înscrie apoi *abaterea* (a) faţă de clasa centrală. Clasele cu valori mai mici vor avea $a = -1, -2, -3$ etc., cele cu

Scanned with OKEN Scanner

valori mai mari vor fi cu valori pozitive crescînd similar cu cîte o unitate. Dacă curba este perfect simetrică, suma valorilor pozitive va fi egală cu suma valorilor negative. Valorile diferențelor de clasă față de clasa cu frecvență maximă se trec în coloana a treia. În coloana a patra se notează pentru fiecare clasă produsul fa cu semnul respectiv, în coloana a cincea a^2, iar în a șasea produsul fa^2. În subsolul celor șase coloane se obțin următoarele sume: $\Sigma f = n$ (numărul de indivizi măsurați), Σfa, Σfa^2. Media ponderală ($\bar{x}$) se calculează astfel:

$$\bar{x} = M \pm \left(\frac{\Sigma fa}{n}\right) i$$

Se mai calculează și valoarea unui alt parametru: *varianța* (s^2):

$$s^2 = \frac{\Sigma fa^2 - \frac{(\Sigma fa)^2}{n}}{n-1} i^2$$

Ea indică gradul de dispersie al valorilor în jurul valorii medii. Ținînd seama că s-a măsurat doar un lot de indivizi și nu întreaga populație, media obținută caracterizează lotul diferind de media populației. Deși această din urmă valoare nu se poate calcula, se poate afla totuși intervalul în care se găsește. Dacă s-ar măsura mai multe loturi de indivizi mediile lor s-ar înscrie delimitînd un interval în jurul mediei populației. Media obținută pentru lotul studiat se află la rîndul ei în acest interval, apropierea de media populației fiind datorată scrupulozității cercetării. O cercetare riguroasă se realizează folosind un număr suficient de mare de valori, proporțional cu dispersia lor în jurul mediei. Este astfel necesar a se calcula întîi *abaterea standard a mediei* ($s_{\bar{x}}$) pe baza abaterii standard a valorilor care definesc media ($s = \sqrt{s^2}$):

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Valoarea rezultată indică intervalul în care se situează media populației; $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$.

Sigur că cele cîteva date elementare de statistică prezentate sînt insuficiente pentru a constitui chiar o inițiere în acest domeniu. Este mai

mult o invitaţie la utilizarea metodelor statistice, dat fiind că în literatura românească există suficient de multe cărţi valoroase în această direcţie începînd de la manualul de statistică şi teoria probabilităţilor pentru anul IV de liceu, scris de academicianul Gh. Mihoc şi N. Micu. Dintre lucrările de statistică cu aplicaţii speciale pentru biologie vom cita traducerea lucrării celebrului statistician american G. W. Snedecor: „Metode statistice aplicate în cercetările de agricultură şi biologie" (Editura Didactică şi Pedagogică, 1968) cît şi valorosul tratat al lui N. Ceapoiu: „Metode statistice aplicate în experienţele agricole şi biologice" (în Editura Agro-Silvică, 1968).

Am accentuat necesitatea studierii unor lucrări specializate în cazul utilizării analizei statistice, pentru că folosirea formulelor de calcul fără o aprofundare a metodei implică riscul de a se obţine valori care pot fi îndepărtate de adevăr. Dificultatea nu constă deci în calcul, ci în alegerea căii care implică cele mai puţine erori, iar aceasta impune o înţelegere perfectă a problemei biologice studiate şi a analizei statistice.

Variabilitatea genetică continuă a unui caracter nu permite deci evidenţierea de tipuri morfo-fiziologice pentru indivizii unei populaţii. Acelaşi fapt se constată pentru întreaga specie: nu se pot identifica grupări infraspecifice (subspecii şi rase ecologice). O astfel de variabilitate este însă condiţionată de un gradient egal de variaţie al acţiunii selecţiei naturale. Variabilitatea continuă genetică şi variaţia treptată a acţiunii selecţiei naturale sînt principalii factori care impun prezenţa *variabilităţii clinale*. Prin variabilitate clinală se înţelege variaţia continuă a unui caracter în arealul unei specii de la o populaţie la alta odată cu variaţia continuă a unui factor de mediu. Termenul a fost introdus în 1939, de către J. Huxley. Iniţial s-a crezut că un astfel de fenomen este rar; ulterior, prin cercetări genetice şi biogeografice mai amănunţite, s-a constatat că multe din subspecii şi rase ecologice au fost identificate greşit din cauza unor cercetări discontinui în spaţiu. Studiile bazate pe loturi de indivizi, colectaţi de la distanţe mari unul de altul, maschează variabilitatea clinală din cauza lipsei întregii game a variabilităţii continui între punctele de colectare, şi conduc la ideea greşită a manifestării unei structuri a speciei prin gruparea populaţiilor în rase ecologice şi subspecii.

Scanned with OKEN Scanner

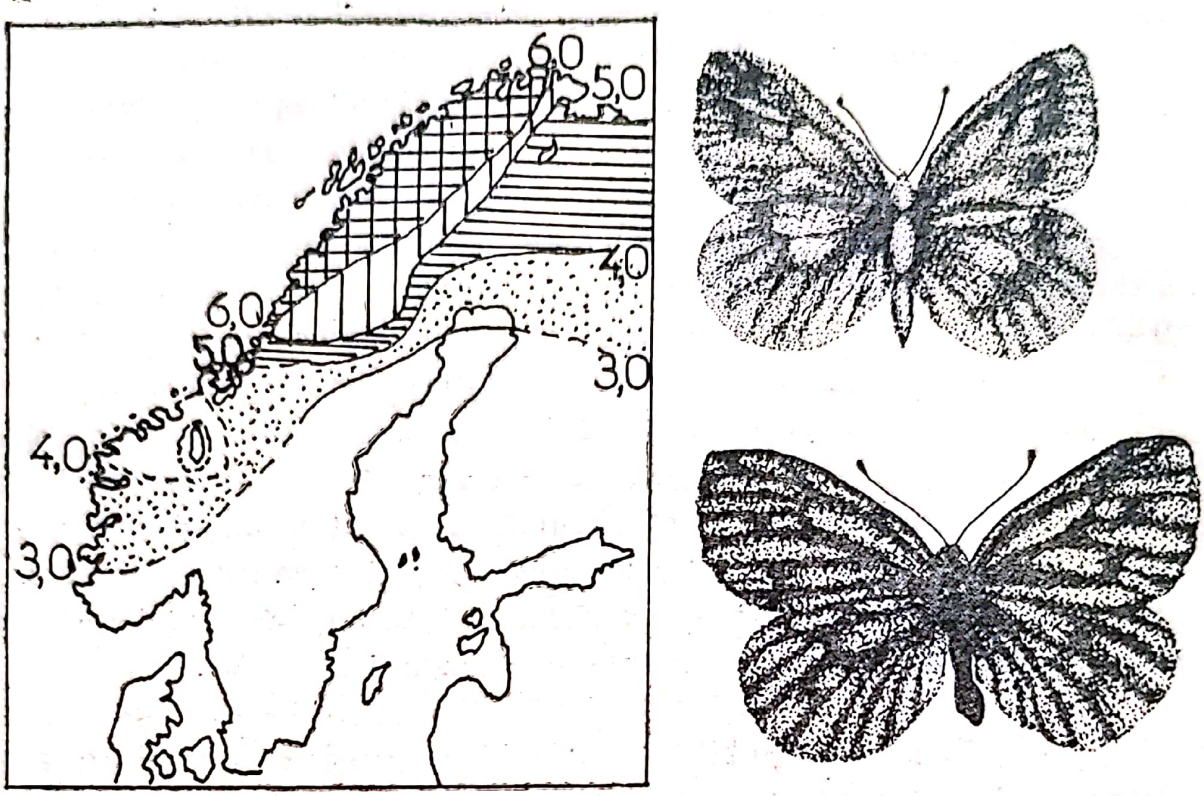


Fig. 12. — Variabilitatea clinală la *Pieris napi napi* privind pigmentaţia; în stînga valoarea medie a caracterului în Peninsula fenoscandică, după datele lui Petersen, formele cele mai închise la culoare fiind situate în nord-vest; în dreapta două cazuri extreme de variabilitate clinală a pigmentaţiei la *P. napi bryoniae* existent la noi în ţară (după E. Mayr, 1966, şi E. Niculescu, 1963).

Variabilitatea clinală poate afecta caracterele legate de dimensiuni, colorit, manifestări fiziologice. Unul dintre primele studii asupra clinelor, devenit astăzi clasic, a fost realizat în 1947 de către Petersen asupra fluturilor din nordul Europei (Peninsula fenoscandică). El a analizat 59 de caractere la 16 specii, constatînd că aproape 50% din caractere variază clinal. De exemplu la specia *Pieris napi* s-a constatat variaţia clinală a pigmentaţiei aripilor: formele cele mai întunecate s-au întîlnit în nord-vest, iar cele mai deschise în sud-estul peninsulei (fig. 12).

Clinele se referă la variaţia treptată a unui caracter. Pentru evidenţierea lor este însă necesar ca diferitele caractere afectate să se transmită independent. Transmiterea înlăn-

ţuită (*linked*) a genelor, prin producerea fenotipică a corelaţiei caracterelor, conduce către identificarea de tipuri diferite chiar în cazul caracterelor cu variabilitate continuă. De exemplu în 1952, Petre Bănărescu constată un astfel de fenomen la *Gobio albipinnatus vladykovi*, un peşte care populează diferiţi afluenţi direcţi sau indirecţi ai Dunării. Astfel, populaţia din Someş se caracterizează prin indivizi cu diametrul cel mai mic al ochilor, cea din Timiş prin ochii cei mai mari, dar corpul cel mai scurt, populaţiile din Crasna şi Berătău au cele mai mari dimensiuni pentru înotătoarele perechi, iar cea din Argeş prezintă botul cel mai scurt.

Cea de-a doua categorie a *variabilităţii genetice*, de factură *discontinuă*, prezintă la rîndul ei posibilităţi diferite de manifestare. Teoretic, cel puţin ea ar trebui să se concretizeze prin prezenţa polimorfismului, adică manifestarea în populaţia respectivă a tipurilor distincte morfologic (dar şi fiziologic, ecologic etc.) datorate unor baze genetice diferite. Nu rar este însă cazul cînd încrucişarea activă între indivizii aceleeaşi populaţii, cît şi între populaţii diferite, se opune evidenţierii unor tipuri distincte genetic, cea mai mare parte dintre indivizi fiind heterozigoţi în cel mai înalt grad. Într-o astfel de situaţie limitele dintre tipuri dispar, iar cercetătorul nu poate identifica un polimorfism, deşi caracterele, luate fiecare în parte, nu variază continuu. Imposibilitatea de manifestare a polimorfismului este accentuată de eventuala transmitere nelegată a genelor. În cazul caracterelor corelate, chiar la un schimb genetic intens între genotipuri, este evident faptul că tipurile se păstrează chiar dacă limitele sînt slab distincte.

Variabilitatea genetică discontinuă implică caractere calitative, dar şi caractere meristice (care rezultă din numărătoare). Prezenţa sau absenţa unei calităţi (tipul de caractere calitative) implică evident discontinuitate. Caracterele meristice impun la rîndul lor o variabilitate discontinuă; de exemplu, pentru peşti cu înotătoarea dorsală formată din 16 şi 17 radii nu ne putem aştepta să identificăm prezenţa unor forme intermediare dat fiind faptul că radia suplimentară ori există ori lipseşte.

Scanned with OKEN Scanner

Cel mai frecvent nu se studiază toate caracterele sau măcar un număr foarte mare, ci un număr restrîns. Altfel ar fi practic imposibilă analiza distribuţiei geografice a variabilităţii caracterelor în arealul unei specii.

După cum am văzut mai sus sînt situaţii cînd înseşi caracterele discontinui nu conduc la evidenţierea unui polimorfism evident. În cazul manifestării acestui fenomen o cercetare a geneticii populaţiei respective permite identificarea unor tipuri genetice. Studierea inversiilor de către şcoala lui Dobzhansky a evidenţiat producerea unei largi diversităţi de tip polimorfic la genul *Drosophila*, datorită acestor aberaţii cromozomiale. Am citat în paginile anterioare diversificarea genetică, peste 18 tipuri de mutaţii fiind produse prin inversii pe perechea a treia de cromozomi, la speciile gemene *Drosophila pseudoobscura* şi *D. persimilis*.

Studiind tipurile genetice rezultate prin inversii ale genelor pe perechea a treia de cromozomi la *Drosophila pseudoobscura*, Dobzhansky, Sturtenvant şi Epling identifică peste zece tipuri diferite dintre care în populaţiile din zona localităţii Mount San Jacinto (California) trei au frecvenţe mai ridicate: tipul normal (standard) fără inversiuni şi tipurile numite: Chiricahua şi Arrowhead şi datorate proceselor de inversiune. Populaţiile fiind constituite din mai multe genotipuri cu manifestări morfofiziologice diferite sînt polimorfe. Studiile întreprinse de cercetătorii citaţi ca şi de alte echipe au demonstrat păstrarea unor frecvenţe relativ constante ale genelor în funcţie de factorul termic. Astfel s-a constatat că la temperaturi de 25°C şi peste această valoare se manifestă distinct valoarea selectivă a heterozigoţilor Standard-Chiricahua (ST/CH). La temperaturi de 16°C valoarea selectivă a acestora rămîne aproape egală (înregistrîndu-se frecvenţe ceva mai scăzute ale genotipului heterozigot); genotipul homozigot ST/ST realizează însă frecvenţe ridicate (fig. 13 **a**, **b**). Acelaşi fapt se constată dacă se studiază frecvenţa mutaţiilor în populaţii diferite în funcţie de altitudine (fig. 13 **c**). Verificarea acestor constatări s-a realizat experimental în laborator prin urmărirea modificărilor frecvenţei mutantelor Standard şi Chiricahua într-o populaţie cu proporţia iniţială

Scanned with OKEN Scanner

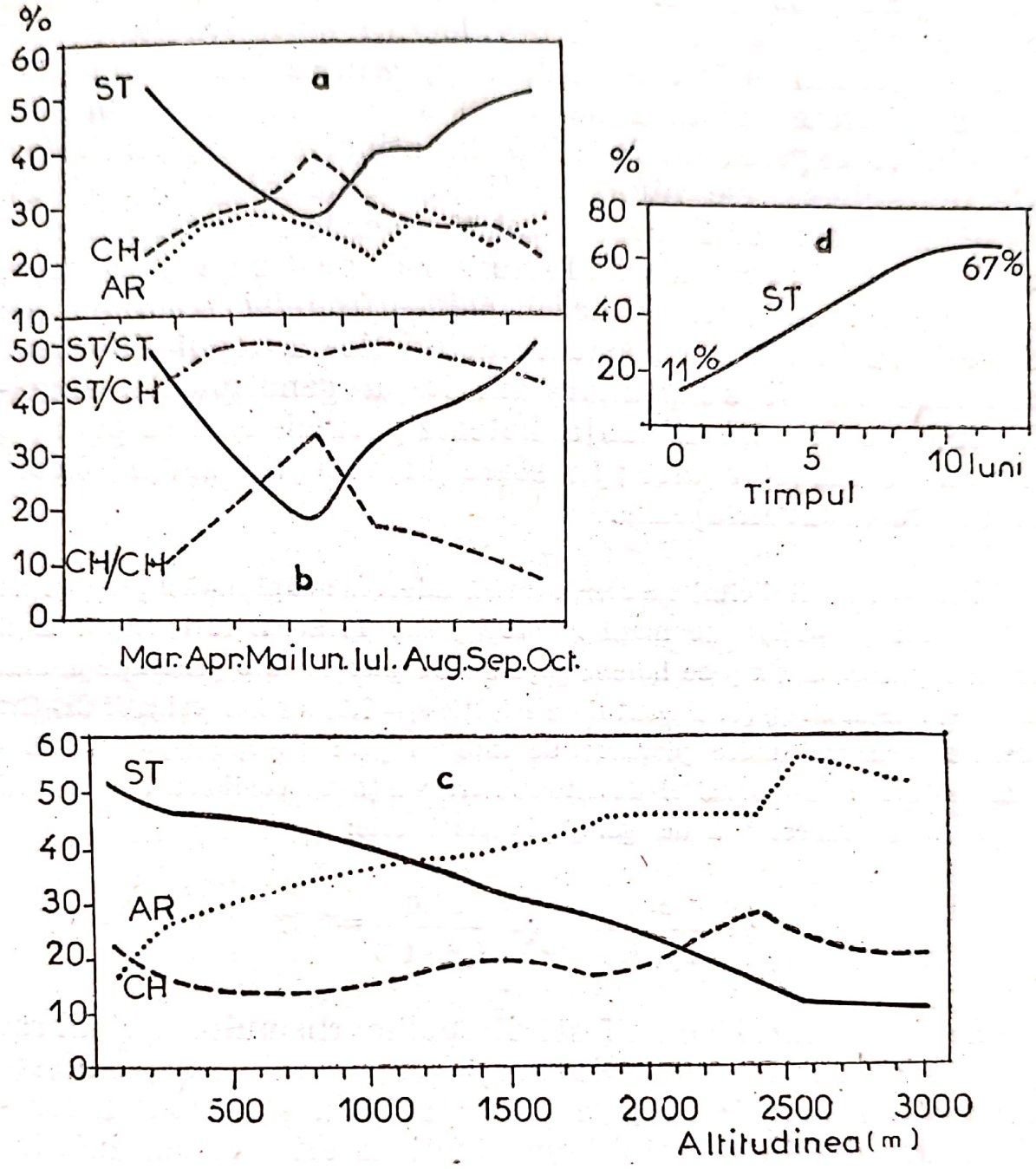


Fig. 13. — Polimorfismul echilibrat la *Drosophila pseudoobscura*: variaţia frecvenţei inversiilor de tip standard (*ST*), Chiricahua (*CH*), Arrowhead (*AR*) în funcţie de sezon (a), altitudine pentru populaţii din Sierra Nevada (c) şi în laborator la temperatura constantă de 25°C (d); variaţia genotipurilor ST/ST, ST/CH, CH/CH în funcţie de sezon (b) (grafice desenate după date Dobzhansky, 1966, şi calcule proprii cu excepţia lui d care este redat identic).

Scanned with OKEN Scanner

de 11% ST şi 89% CH. Menţinută la temperaturi sub 25°C, la care datele de teren indică o valoare adaptativă ridicată a heterozigotului (o frecvenţă de 44% ceea ce face ca gena ST să înregistreze valoarea de 67%) se observă o evoluţie a populaţiei experimentale pînă la atingerea acestor valori ale mutantelor, ele fiind menţinute şi ulterior (fig. 13 *d*).

Păstrarea unor frecvenţe relativ constante pentru alelele unei populaţii dacă valorile factorilor de mediu nu se schimbă, a condus la elaborarea tezei *polimorfismului echilibrat*, de către Ford în 1945. Această caracteristică a populaţiilor este datorată valorii adaptative diferite a genotipurilor manifestîndu-se supradominanţa heterozigotului ceea ce permite păstrarea ambelor alele; în stare homozigotă se manifestă caractere dezavantajoase.

În experimentul citat s-a constatat că valoarea adaptativă a genotipului heterozigot (ST/CH) este maximă (100% sau 1) adică toţi descendenţii supravieţuiesc, în timp ce homozigoţii ST/ST pier de la o generaţie la alta în proporţie de 30% (coeficientul de selecţie $s_1=0,3$) iar homozigoţii CH/CH prezintă cea mai mare pierdere de indivizi prin selecţie ($s_2=0,6$) fiind dezavantajoşi. Într-o astfel de situaţie frecvenţa de echilibru a mutantei standard în amestecul de genotipi citaţi este:

$$q=\frac{s_1}{s_1+s_2} \qquad q=\frac{0,6}{0,6+0,3}=0,67$$

Deci în cazul manifestării polimorfismului echilibrat chiar dacă o mutantă se dovedeşte neavantajoasă ea nu este eliminată fiind păstrată în principal prin genotipul heterozigot, dar şi prin genotipi homozigoţi datorită recombinărilor genetice, cît şi a presiunii scăzute a selecţiei la frecvenţe mici ale unui fenotip (homozigotul recesiv). Este vizibil astfel faptul că o mutantă care în anumite condiţii se dovedeşte a fi defavorabilă, fiind menţinută în populaţiile respective la o frecvenţă scăzută din cauzele citate, prezintă în alte condiţii frecvenţe ridicate dovedind că aprecierea valorii ei selective este direct legată de mediul care acţionează ca factor de selecţie. Pentru cazul analizat scăderea tempera-

Scanned with OKEN Scanner

turii medii cu altitudinea implică creşterea valorii selective şi a frecvenţei altor mutante decît standard, ca de exemplu Chiricahua şi Arrowhead (fig. 13 e). Dacă în populaţiile din cîmpie valoarea adaptativă a mutantei ST este aproape de două ori mai mare ca a celei CH, la 2 150 m valorile sînt egale pentru ca de la 2 500 m valoarea selectivă a mutantei CH să fie de 1,9 ori mai mari ca a celei ST. Mutanta Arrowhead atinge la aceste altitudini o valoare selectivă de 4 ori mai mare ca ST, deşi în populaţiile din cîmpie aceasta din urmă avea o valoare de pînă la 2,4 ori mai mare. Toate aceste variaţii ale valorii selective a diferitelor mutante nu fac decît să confirme importanţa adaptativă a polimorfismului echilibrat pentru specie.

Se pare că şansa cea mai mare de supravieţuire o are o specie cu o largă variabilitate genetică. Diferitele genotipuri permit adaptări morfo-fiziologice şi ecologice foarte largi, specia cucerind pe de o parte un număr mare de nişe ecologice în acelaşi mediu, pe de alta un areal larg. Această idee este susţinută de cercetările asupra unor specii de *Drosophila* din zona Americii tropicale, publicate în 1950, de către două echipe: una condusă de da Cunha, alta de Dobzhansky. Investigaţiile au demonstrat faptul că două dintre acestea (*D. willistoni* şi *D. paulistorum*), cu un larg polimorfism (circa 40—50 de fenomene de inversie), ocupă întreaga zonă citată manifestînd în aceeaşi populaţie numeroase specializări ecologice. Celelalte două specii (*D. tropicalis* şi *D. equinoxialis*), cu o variabilitate genetică de zece ori mai redusă (circa 4 fenomene de inversie), ocupă un areal mult mai restrîns şi prezintă o diversitate ecologică mult mai slabă.

Procesul variabilităţii genetice este deci extrem de important pentru evoluţia speciilor. E. Mayr consideră că acest proces este influenţat de un număr de trei factori majori. Redăm mai jos această schemă a lui Mayr cu unele completări:

A. Sursele variabilităţii genetice:

1. Păstrarea echilibrată a structurii genetice a populaţiei (legea Hardy — Weinberg).

2. Apariţia de tipuri genetice noi prin: a. mutaţii; b. recombinări genetice; c. flux genetic.

B. Factori care modifică variabilitatea ereditară:

1. Factori sistematici (selecţia naturală; selecţia sexuală).

2. Factori neorientaţi ce acţionează prin şansă (driftul genetic).

C. Protecţia variabilităţii genetice împotriva eliminării sistematice prin selecţia naturală şi sexuală:

1. Modalităţi citofiziologice (ca de exemplu superioritatea heterozigoţilor, recesivitatea completă, prevenirea recombinării libere prin linkage etc.).

2. Factori ecologici (de exemplu schimbarea presiunii selecţiei în timp, ineficienţa selecţiei prin manifestarea normei de reacţie fenotipice, mozaicul mediului local cu variaţii de presiune a selecţiei etc.).

Se observă în foarte multe cazuri intervenţia variabilităţii fenotipice care împiedică restrîngerea variabilităţii genotipice datorată acţiunii unor procese sistemice ca cel al selecţiei naturale. Fără îndoială însă că progresul evolutiv este realizat pe baza unei variabilităţi genetice. Complicatele interacţiuni dintre gene fac ca ambele tipuri de variabilitate genetică (cea continuă şi cea discontinuă) să se manifeste în cele mai diverse forme, atît ca un lanţ de forme fără posibilităţi de a fi grupate în tipuri cît şi ca grupe polimorfice. O variabilitate largă genetic se pare că permite selecţiei să reţină mai multe grupe genotipice capabile fiecare de un răspuns adaptativ optim în condiţii ecologice diferite. Într-un astfel de caz specia are şanse mari de-a exista în teritorii vaste.

Scanned with OKEN Scanner

V. ECHILIBRUL GENETIC AL POPULAȚIILOR IDEALE

În anul 1908, doi cercetători, Hardy și Weinberg, au descoperit independent modelul teoretic al populației ideale, care nu este afectată de factorii evoluției, și își păstrează neschimbată structura genetică, adică practic nu evoluează. Darwiniștii din acea vreme nu au acordat atenție acestei importante descoperiri, nesesizînd semnificația ei pentru înțelegerea procesului evolutiv și mai ales pentru explicarea cantitativ-statistică a acțiunii unor factori fundamentali de felul selecției naturale. Abia după două alte decenii, cercetători ca Fisher, Haldane, Wright etc., au revalorificat descoperirea *echilibrului Hardy-Weinberg* (sau echilibru genetic).

Pentru a înțelege semnificația acestei descoperiri este necesar, în primul rînd, să definim procesul citat. O populație ideală sau mendeleeană se află în echilibru genetic, adică de la o generație la alta se păstrează neschimbată proporția între genotipuri. Ea trebuie deci să îndeplinească următoarele patru condiții:

1. Să fie mare ca număr de indivizi, iar reproducerea acestora să aibă loc prin încrucișare nepreferențială, deci fără electivitate a partenerului, adică *panmictic* (fără selecție sexuală).

2. În populația respectivă să nu se producă mutații de nici un fel.

3. Populația să nu schimbe informație genetică cu populațiile vecine prin migrații.

4. Să nu se manifeste acțiunea selecției naturale.

Este evident faptul că îndeplinirea acestor condiții înseamnă de fapt eliminarea acțiunii factorilor evoluției, semni-

Scanned with OKEN Scanner

ficaţia din acest punct de vedere a ultimelor trei condiţii fiind clară. Poate mai puţin clară apare prima condiţie. Dacă populaţia are suficient de mulţi indivizi, adică formează un lot semnificativ statistic, atunci se înţelege că întîmplarea (hazardul) nu se manifestă, deci echilibrul genetic nu este tulburat prin dispariţia sau diminuarea accidentală a unui genotip. Un rol similar îl joacă *panmixia*: încrucişarea preferenţială implică în aceeaşi măsură eliminarea sau diminuarea unor structuri genetice.

Factorii evoluţiei pot fi grupaţi în două mari categorii: factori care acţionează sistematic şi cei care acţionează randomic (prin şansă). Acţiunea factorilor sistematici se poate prevedea, pentru că se desfăşoară pas cu pas după reguli probabilistice care se pot cunoaşte pentru fiecare caz concret, şi cuprinde procesul mutaţiilor, recombinărilor genetice, migraţiilor, selecţiei sexuale şi selecţiei naturale. Factorii întîmplători (randomici) acţionează imprevizibil, pentru că deşi şansa manifestării lor globale se poate cunoaşte, cazul concret nu este previzibil. Este o situaţie similară cu a numerelor cîştigătoare de la loterie: fiecare număr din urnă are şanse egale de a fi extras, dar este imposibil de a se cunoaşte dinainte care va fi acela. Întîmplarea se manifestă în legătură cu reproducerea efectivelor mici, din această categorie mai cunoscut fiind *driftul genetic*.

Ne putem întreba care este mecanismul realizării echilibrului genetic al unei populaţii, cînd sînt îndeplinite condiţiile citate (lipsa acţiunii factorilor evolutivi) ceea ce permite atingerea unei stări staţionare? Subliniem de la început faptul că mecanismul realizării echilibrului genetic este de factură statistică. Să presupunem că în populaţia pe care o studiem se manifestă două alele pentru acelaşi locus: A_1 şi A_2. Prezenţa lor implică trei genotipuri: A_1A_1, A_1A_2, A_2A_2. În fiecare generaţie genotipurile se scindează conform primei legi a lui Mendel formînd, pe calea diviziunii meiotice, celule reproducătoare haploide, fiecare dintre acestea fiind purtătoarea unei singure alele (1). Dacă locusul purtător al alelelor nu se află pe cromozomii sexuali (heterozomi), atunci într-o singură generaţie se atinge echilibrul genetic (2 a). Dacă însă se mani-

Scanned with OKEN Scanner

festă un fenomen de *sex-linkage*, adică dacă alelele se transmit înlănțuit de cele purtătoare ale caracterelor sexuale, atingerea echilibrului genetic într-o singură generație pentru fiecare sex în parte depinde de egalitatea frecvenței alelelor la cele două sexe (2 b). Dacă această condiție nu este satisfăcută, echilibrul se realizează pentru fiecare sex în parte după un număr mare de generații. Trebuie să notăm însă că și în acest caz, pe ansamblul populației (adică cumulînd ambele sexe) valoarea de echilibru este atinsă tot într-o singură generație. Vom prezenta pe scurt cele două cazuri.

1. În primul caz, al existenței locusului pe o pereche de autozomi (cromozomi care nu poartă caractere sexuale), fiecare celulă reproducătoare, indiferent de sexul de la care provine, va putea purta una din alele. În acest caz atingerea unor proporții stabile între alele, repetabile în generațiile următoare (deci a echilibrului Hardy-Weinberg) se realizează într-o singură generație, prin procesul specific al repartiției alelelor în celulele reproducătoare datorită meiozei și prin încrucișarea întîmplătoare a acestora. Genotipurile homozigote vor da naștere la celule reproducătoare purtătoare ale unei singure alele, genotipul heterozigot va forma în proporție de 50% celule reproducătoare cu o alelă și 50% cu cealaltă alelă. Procesul decurge astfel:

genotipul proporția alelă din celulele reproducătoare

$A_1A_1 \rightarrow 1.A_1$

$A_2A_2 \rightarrow 1.A_2$

$A_1A_2 \rightarrow 0{,}5\ A_1 + 0{,}5\ A_2$

Din cele prezentate sînt semnificative două idei:

— alelele sînt distribuite egal în heterozigot și inegal în homozigoți (într-unul lipsind o alelă, în celălalt cealaltă), încît proporția unei alele în întreaga populație este egală cu suma proporției genotipului homozigot purtător al alelei respective plus jumătate din proporția heterozigotului;

— dacă proporția între homozigoți este egală, proporția între alele în populație este egală, dacă homozigoții manifestă frecvențe diferite, alelele se vor afla în raporturi inegale.

Scanned with OKEN Scanner

Frecvențele celor două alele sînt notate astfel în genetica populațională: p pentru A_1 și q pentru A_2. Dacă se manifestă fenomenul de polialelie, proporția alelei care interesează se notează cu q, iar proporția celorlalte cu $1-q$ ceea ce în principiu este același lucru, deoarece suma frecvențelor tuturor alelelor este 1 (deci 100%), iar în acest caz $q+(1-q)$ este evident egal cu 1.

Să analizăm acum cazul concret prezentat mai jos:

Generația	frecvența genotipului			frecvența alelei	
	A_1A_1(P)	A_1A_2(H)	A_2A_2(Q)	A_1(p)	A_2(q)
1	0,3	0,6	0,1	0,6	0,4
2	0,36	0,48	0,16	0,6	0,4
3	0,36	0,48.	0,16	0,6	0,4

În exemplul citat se observă cum după o generație genotipii înregistrează frecvențe care rămîn neschimbate ulterior, indicînd faptul că s-a atins echilibrul Hardy-Weinberg. Exemplul dat a implicat întîi alegerea arbitrară a unor valori pentru cele trei genotipuri—limitată de o condiționare a cărei explicare va permite înțelegerea procesului propriu-zis. Se observă astfel că frecvențele genotipurilor care au atins echilibrul Hardy-Weinberg (generația 2 și 3) se află într-o interesantă corelație cu frecvențele alelelor. Astfel, de exemplu, P (frecvența genotipului A_1A_1) este egal cu p^2 și la fel $Q=q^2$. Adică, și acest fapt este important de a fi reținut, *frecvențele genotipurilor homozigoți care au atins echilibrul genetic sînt egale cu pătratul frecvențelor alelelor corespunzătoare.* Frecvența heterozigotului se poate afla din diferența între 1 și suma frecvențelor celor două genotipuri homozigote. Dar și aici se observă un fapt interesant: *frecvența heterozigotului de fiecare dată cînd se atinge echilibrul Hardy-Weinberg este egală cu de două ori produsul frecvențelor alelelor.* În acest fel, se poate

observa următoarea relaţie între frecvenţa alelelor şi genotipurilor unei populaţii în echilibru:

$$A_1A_1 \quad A_1A_2 \quad A_2A_2 \quad \ldots A_1 \quad A_2$$

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1 \ldots p + q = 1$$

Adică *frecvenţele genotipurilor unei populaţii care a atins echilibrul genetic sînt egale cu termenii binomului pătrat al frecvenţelor alelelor.*

Pentru aflarea frecvenţei alelelor se apelează la relaţiile citate anterior: $p=P+0,5\ H$ şi $q=Q+0,5\ H$. În acest fel $p=0,3+0,5.0,6=0,6$, iar $q=0,1+0,5.0,6=0,4$. În generaţia a doua frecvenţa genotipurilor se stabileşte pe baza alelelor, valorile fiind termenii binomului pătrat dezvoltat adică $p^2+2pq+q^2$. Lucrurile se explică dacă ne imaginăm că indivizii noii generaţii iau naştere prin încrucişarea întîmplătoare a celulelor sexuale din care, pentru fiecare sex, p sînt purtătoare ale alelei A_1 şi q ale alelei A_2. Procesul decurge astfel:

		A_1 (p)	A_2 (q)	♂
♀	A_1 (p)	A_1A_1 (p^2)	A_1A_2 (pq)	
	A_2 (q)	A_1A_2 (pq)	A_2A_2 (q^2)	

Pe calea hazardului statistic încrucişarea între celulele reproducătoare ale celor două sexe, p purtătoare ale alelei A_1 şi q ale alelei A_2, conduce inerent către atingerea valorilor echilibrului Hardy-Weinberg cu genotipii avînd frecvenţele egale cu: $p^2+2pq+q^2$.

Scanned with OKEN Scanner

Cazul concret analizat nu este singular. Respectînd condițiile indicate, puteți alege alte valori pentru frecvențele genotipurilor din prima generație care nu se află în echilibru ca de exemplu: 0,2+0,7+0,1 sau 0,7+0,1+0,2. Veți vedea, cu surprindere, că de fiecare dată, datorită procesului de repartiție a alelelor în celulele reproducătoare haploide și a încrucișării lor întîmplătoare se ajunge în generația următoare la valori care respectă cerințele echilibrului Hardy-Weinberg. În cele două cazuri citate se va ajunge la valorile: 0,30.25 + 0,49.50 + 0,20.25 ($p = 0,55$, iar $q = 0,45$) și 0,56.25 + 0,37.50 + 0,06.25 ($p = 0,75$ și $q = 0,25$).

Relația dată pentru echilibrul Hardy-Weinberg, care se stabilește între valorile frecvențelor alelelor și genotipurilor se poate reprezenta pentru toate cazurile posibile prin graficul din figura 14 **a**. Pe abscisă se notează de la stînga la dreapta valorile lui q de la 0, cînd alela A_2 lipsește din populație, iar A_1 are $p = 1$ pînă la 1, cînd lipsește alela A_1, iar $p = 0$. Notînd gama valorilor lui q inerent s-au inclus deci și valorile lui p care reprezintă $1 - q$. Pe ordonată se trec valorile frecvențelor genotipurilor. Se observă cum graficul valorilor frecvențelor pentru homozigoți este identic, fiind o curbă exponențială de gradul doi, avînd ca variabilă independentă valoarea frecvenței alelelor. În același timp graficul valorilor frecvențelor heterozigotului este o curbă în clopot respectînd ecuația de gradul întîi citată. Homozigoții pot lua valori diferite în intervalul 0—1 în timp ce heterozigotul înregistrează valori doar între 0 și 0,5, ultima fiind valoarea maximă posibilă.

2. Desigur că fenomenul se complică dacă are loc și un proces de *sex-linkage*: cazul al doilea citat la începutul acestui capitol. Într-o astfel de situație echilibrul Hardy-Weinberg este atins într-o singură generație pentru fiecare sex în parte [dacă q (♂)$=q$(♀)]. În cazul în care această egalitate nu este satisfăcută, adică o alelă este purtată în proporție mai mare de un sex, echilibrul Hardy-Weinberg este atins pentru fiecare sex în parte după un număr mare de generații. Așa cum am mai arătat însă, pe întreaga populație procesul se

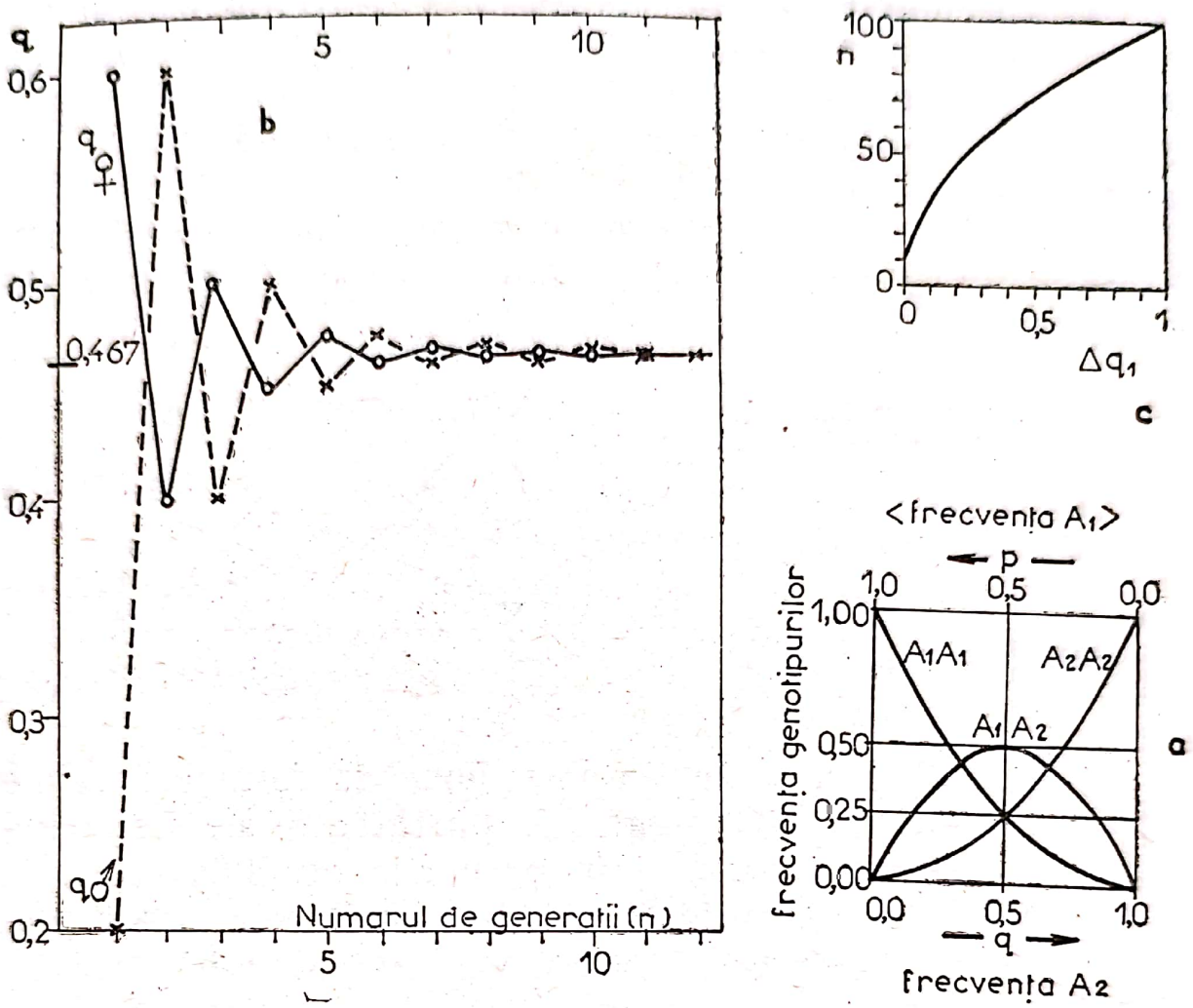


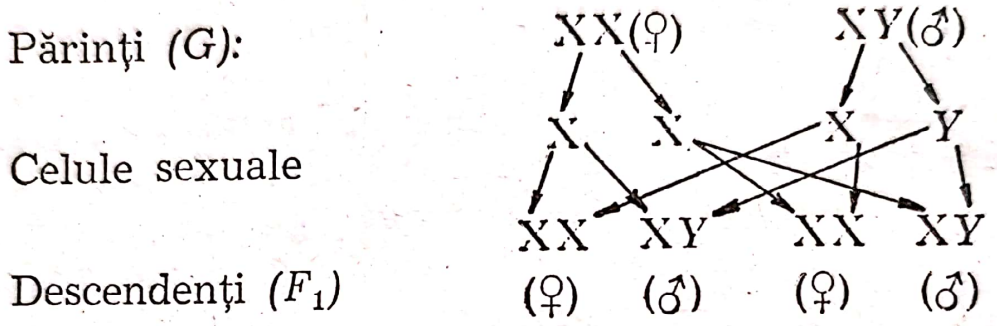
Fig. 14. — Echilibrul Hardy-Weinberg: **a** — corelaţia dintre frecvenţa genelor (p şi q) şi a genotipurilor; **b** — atingerea valorii de echilibru ($\hat{q}$= =0,467) pentru frecvenţele inegale ale alelei A_2 la cele două sexe ($q_{♀_1}$= =0,6; $q_{♂_1}$=0,2); **c** — numărul de generaţii (n)necesar pentru atingerea valorii de echilibru ($\hat{q}$=0,467) în funcţie de diferenţa dintre frecvenţa alelei A_2 la cele două sexe în prima generaţie: $A_{q_1}=q_{♀_1}+q_{♂_1}$ (**a** după Falconer, 1969; **b** şi **c** — original).

produce după aceeaşi regulă generală: echilibrul genetic este atins după o singură generaţie.

În linii foarte mari se poate considera că există trei cazuri de determinare a sexului la organisme: tipul *XY*, tipul *XO* şi tipul *WZ*.

Tipul *XY* a fost identificat de către Carl Correns la planta *Bryonia* şi de către şcoala lui Morgan la *Drosophila*. La majo-

ritatea speciilor de *Drosophila* există un cariotip format din patru perechi de cromozomi. Trei dintre aceştia sînt omologi doi cîte doi formînd autozomii. A patra pereche este formată din doi heterozomi (cromozomi sexuali). La masculi ei sînt neomologi, unul notat cu *X*, celălalt cu *Y*. La femele perechea de heterozomi este formată din doi cromozomi omologi: *XX*. Procesul de determinare al sexelor în descendenţă se realizează astfel:



Se observă deci că în timp ce femelele formează celule reproducătoare de un singur fel, purtătoare ale heterozomului X, masculii formează în proporţie de 50% celule X şi 50% celule Y. Recombinarea heterozomilor în aceste proporţii face ca în descenţă cele două sexe să aibă statistic şanse egale de manifestare.

Tipul *XY* este întîlnit cu unele complicaţii la mamifere, inclusiv la om.

Tipul *XO*, descoperit de Wilson şi Stevens în 1905, la specia de insecte *Protenor* ca şi la alte organisme din aceeaşi clasă, se caracterizează prin lipsa unui heterozom la masculi (*XO*) în timp ce la femele ambii sînt prezenţi (*XX*).

Tipul *WZ*, caracteristic multor specii de fluturi şi păsărilor, este practic opusul tipului *XY*, deoarece la masculi heterozomii sînt identici (*ZZ*) la femele fiind diferiţi (*WZ*).

Lipsa unui cromozom sau prezenţa unuia neomolog, care nu prezintă aceeaşi secvenţă genică exclude practic mulţi locuşi şi respectiv alele încît contribuţia celor două sexe la fondul genetic comun este inegală.

Să analizăm un caz concret de realizare a echilibrului genetic pentru tipul *XY* de determinare a sexului. Trebuie să

menționăm faptul că acest tip implică un heterozom (Y) sărac în gene, ceea ce face ca multe caractere legate de sex să fie, la masculi, determinate doar prin prezența unei singure alele — cea de pe heterozomul X. Dacă considerăm că locusul alelelor pe care le urmărim este situat pe heterozomul X înseamnă că: $q=\frac{2}{3}q(♀)+\frac{1}{3}q(♂)$. Adică femelele contribuie cu două treimi la realizarea frecvenței q pe întreaga populație, fiecare individ avînd 2 heterozomi X, în timp ce masculii contribuie numai cu o treime, acest sex posedînd un singur heterozom X. Este evident că dacă frecvența alelei A_2 înregistrează valori egale pentru ambele sexe, echilibrul genetic este atins într-o singură generație, ca în cazul precedent, în care nu era implicat fenomenul de sex-linkage. De exemplu dacă admitem că $q(♀)=q(♂)=0{,}6$, q pentru întreaga populație va fi egal cu 0,6 pentru că:

$$q=\frac{2}{3}(0{,}6)+\frac{1}{3}(0{,}6) \qquad q=\frac{3}{3}(0{,}6) \quad q=0{,}6$$

Dacă însă frecvențele alelelor sînt inegale la cele două sexe, echilibrul genetic este atins pentru întreaga populație într-o singură generație, dar pentru fiecare sex în parte abia după un număr mare de generații. Deși în primele generații valorile se apropie rapid și foarte mult de valoarea de echilibru, în cele din urmă, fiind despărțite de cantități infinitezimale de aceasta, ea nu este atinsă teoretic pentru fiecare sex decît după un număr infinit de generații, fiind mai mult o valoare limită.

În lucrarea „Genetica populațiilor și evoluția", (tradusă, în 1974, de Editura Științifică), Lawrence E. Mettler și Thomas G. Gregg ne propun ca exemplu următorul caz: $q_♀=0{,}6$ și $q_♂=0{,}2$, valoarea de echilibru fiind $q=0{,}46666$. Aceasta este realizată în prima generație așa cum vom vedea în continuare. Problema care rămîne de rezolvat este cea a modului în care se atinge valoarea de echilibru pentru fiecare sex în parte. Autorii citați dau date pentru două generații. Noi am calculat valorile lui q pentru cele două sexe pînă la generația a douăsprezecea, ceea ce nu este prea greu,

menţionăm faptul că acest tip implică un heterozom (Y) sărac în gene, ceea ce face ca multe caractere legate de sex să fie, la masculi, determinate doar prin prezenţa unei singure alele — cea de pe heterozomul X. Dacă considerăm că locusul alelelor pe care le urmărim este situat pe heterozomul X înseamnă că: $q=\frac{2}{3}q(♀)+\frac{1}{3}q(♂)$. Adică femelele contribuie cu două treimi la realizarea frecvenţei q pe întreaga populaţie, fiecare individ avînd 2 heterozomi X, în timp ce masculii contribuie numai cu o treime, acest sex posedînd un singur heterozom X. Este evident că dacă frecvenţa alelei A_2 înregistrează valori egale pentru ambele sexe, echilibrul genetic este atins într-o singură generaţie, ca în cazul precedent, în care nu era implicat fenomenul de sex-linkage. De exemplu dacă admitem că $q(♀)=q(♂)=0,6$, q pentru întreaga populaţie va fi egal cu 0,6 pentru că:

$$q=\frac{2}{3}(0,6)+\frac{1}{3}(0,6) \qquad q=\frac{3}{3}(0,6) \quad q=0,6$$

Dacă însă frecvenţele alelelor sînt inegale la cele două sexe, echilibrul genetic este atins pentru întreaga populaţie într-o singură generaţie, dar pentru fiecare sex în parte abia după un număr mare de generaţii. Deşi în primele generaţii valorile se apropie rapid şi foarte mult de valoarea de echilibru, în cele din urmă, fiind despărţite de cantităţi infinitezimale de aceasta, ea nu este atinsă teoretic pentru fiecare sex decît după un număr infinit de generaţii, fiind mai mult o valoare limită.

În lucrarea „Genetica populaţiilor şi evoluţia", (tradusă, în 1974, de Editura Ştiinţifică), Lawrence E. Mettler şi Thomas G. Gregg ne propun ca exemplu următorul caz: $q_♀=0,6$ şi $q_♂=0,2$, valoarea de echilibru fiind $q=0,46666$. Aceasta este realizată în prima generaţie aşa cum vom vedea în continuare. Problema care rămîne de rezolvat este cea a modului în care se atinge valoarea de echilibru pentru fiecare sex în parte. Autorii citaţi dau date pentru două generaţii. Noi am calculat valorile lui q pentru cele două sexe pînă la generaţia a douăsprezecea, ceea ce nu este prea greu,

datele pe care le-am obținut fiind reprezentate în figura 14 b. Modificarea valorilor lui q se produce astfel:

$$q_n = \frac{2}{3} q_{♀n} + \frac{1}{3} q_{♂n}$$

$$q_{♀n} = \frac{1}{2} (q_{♀n-1} + q_{♂n-1})$$

$$q_{♂n} = q_{♀n-1}$$

Se observă că sînt implicate trei tipuri de q: unul pentru întreaga populație și cîte unul pentru fiecare sex în parte. Prin indicii ♀ și ♂ s-a notat sexul iar prin $n-1$ și n generația într-o formă generalizată. Utilizarea formulelor este cît se poate de simplă: un loc mai întins îl ocupă indicii decît operațiile propriu-zise care sînt elementare. Se calculează pentru fiecare generație în parte q pentru cele două sexe pe baza datelor generației anterioare iar apoi, pe baza acestor două date se obține valoarea lui q pentru întreaga populație. De exemplu pentru prima generație se obține următoarea valoare q_1 a frecvenței alelei A_2:

$$\left.\begin{array}{l} q_{♀1} = 0{,}6 \\ q_{♂1} = 0{,}2 \end{array}\right\} q_1 = \frac{2}{3}(0{,}6) + \frac{1}{3}(0{,}2) \qquad q_1 = \frac{1{,}4}{3} \qquad q_1 = 0{,}46.(6)$$

Pe ansamblul populației frecvența genei A_2 atinge deci valoarea de echilibru într-o singură generație, ea rămînînd ulterior constantă. Cu toate acestea alelele se repartizează pe sexe cu fiecare nouă generație tinzînd să aducă valoarea frecvențelor pentru fiecare sex la cea de echilibru. Din figura 14 b se observă caracterul ondulator al acestor apropieri de valoare de echilibru. În primele cinci generații oscilațiile se reduc simțitor ca amplitudine, dar valorile frecvenței alelei A_2 la cele două sexe continuă să oscileze la infinit în jurul valorii de echilibru cu amplitudini extrem de mici, infinitezimale. Acest tip de oscilații confirmă teza oscilațiilor de căutare și a echilibrului dinamic, pe care le-am prezentat la teoria sistemică. În adevăr un sistem capabil de autoreglare aflat într-un mediu neschimbat se apropie rapid de răspunsul ideal (faza oscilațiilor de căutare) dar nu îl atinge niciodată (faza de echilibru dinamic) din cauza decalajului între elaborarea deciziei și confirmarea rezultatului.

Scanned with OKEN Scanner

În cazul de față se observă că în fiecare generație amplitudinea oscilațiilor se înjumătățește. Dacă notăm $\Delta q_1 = |\hat{q} - q_1|$, cu n numărul de generații și cu Δq_n diferența între frecvența generației n și valoarea de echilibru (tot ca valoare absolută), obținem următoarea expresie care se poate aplica pentru modificarea frecvenței la fiecare din cele două sexe:

$$\Delta q_n = \Delta q_1 \cdot \frac{1}{2^n} \quad \text{De aici deducem:} \quad \boxed{n = \sqrt{\frac{\Delta q_1}{\Delta q_n}}}$$

Dacă Δq_n este nulă, adică în generația respectivă s-a atins valoarea de echilibru se observă că n este egal cu infinit. Adică, teoretic cel puțin valoarea de echilibru nu este atinsă, idee care confirmă sau este confirmată de conceptul echilibrului dinamic al teoriei sistemice.

Practic însă variațiile sînt atît de mici încît se poate considera că valoarea de echilibru a fost atinsă din primele generații. Dacă admitem ca diferență neglijabilă $\Delta q_n = 0{,}0001$, atingerea unei valori care diferă de valoarea de echilibru cu această cantitate infimă se realizează într-un număr variabil de generații depinzînd de Δq_1, așa cum se poate observa din figura 14 *c*. Relația dintre Δq_1 și n este de forma unei curbe logaritmice. La o diferență mică $|\hat{q} - q_1|$ de ordinul a 1% (0,01) sînt necesare zece generații pentru o apropiere pînă la o zecime de miime de valoarea ideală, pe cînd la o diferență mare, de 99% sînt necesare ceva mai mult de 99 generații. Relația matematică prezentată în figura 14 *c* trebuie însă completată cu o observație: valorile extreme ($\Delta q_1 = 1$ și $\Delta q_1 = 0$) sînt imposibile deoarece astfel de diferențe demonstrează fie că nu mai există altă alelă fie că alela pe care o analizăm lipsește din populație. În aceste cazuri, dat fiind vorba de o populație ideală în care nu se manifestă procesul mutagen, situația rămîne neschimbată, alela prezentă menținîndu-se la valoarea frecvenței ei fără apariția altei alele, deci calculul schimbării acestei valori este inutil.

Echilibrul Hardy-Weinberg este un proces complex al cărui rezultat se poate înregistra statistic pe întreaga populație ideală. În populațiile reale încrucișarea întîmplătoare a alelelor nu se realizează nelimitat; totodată intervin și alte forțe care schimbă în fiecare generație parametrii genetici populaționali.

Scanned with OKEN Scanner

VI. SEMNIFICAȚIA STATISTICĂ A FACTORILOR EVOLUȚIEI

Așa cum am arătat la începutul paragrafului anterior factorii care afectează echilibrul genetic ideal, deci factorii evolutivi pot fi grupați în două categorii: sistematici și randomici. *Factorii sistematici fundamentali* (**A**) sînt mutația (**1**), recombinarea genetică (**2**), migrația (**3**), selecția sexuală (**4**) și selecția naturală (**5**), iar cei *întîmplători* (**B**) se reduc la deriva genetică. Modificările produse de factorii evolutivi se referă de fapt, în toate cazurile, la diferența de frecvență pentru fiecare alelă de la o generație la alta. Această diferență studiată de obicei pentru alela A_2 este $\Delta q = q_1 - q_0$. În cele ce urmează vom urmări cum acționează fiecare factor evolutiv în funcție de mărimea Δq.

A. *Factorii sistematici* au efecte previzibile, ceea ce face ca regulile cantitative după care acționează să fie cunoscute. Ei pot fi grupați în două categorii, după cum rezultă din schema lui E. Mayr prezentată anterior: factori care generează variabilitate prin introducerea de noi structuri genetice în populație (mutațiile, recombinările genetice și migrațiile), și factori care reduc variabilitatea (selecția sexuală și selecția naturală).

1. *Fenomenului mutagen* i-am acordat un număr de pagini în capitolul anterior. Ne interesează însă acum din punct de vedere al modificării statistice pe care le produce pe ansamblul populației.

Se pot distinge astfel două categorii de mutații: *recurente* și *nerecurente*, ambele cu o frecvență relativ constantă într-o

populaţie; primele sînt mai bine reprezentate, ultimele mai rar.

S-ar părea că mutaţiile rare nu îi interesează pe evoluţionişti prin manifestarea lor unică în cele mai multe cazuri. Cu toate acestea este important de cunoscut şansa unei astfel de mutaţii de-a rămîne într-o populaţie prin transmitere la descendenţi. Pe această bază ne putem face o primă imagine, generală, asupra presiunii exercitate de procesul mutagen asupra structurii genetice a populaţiei.

Curiozitatea de-a lămuri rolul pentru evoluţie al mutaţiei nerecurente unice a avut-o cunoscutul statistician englez R. A. Fisher (1930). Există practic două situaţii. Prima se referă la mutaţia unică, care nu prezintă un avantaj selectiv şi poate fi ori reţinută în generaţiile următoare, ori pierdută în mod accidental, din cauza rarităţii ei. Şansele ei de-a fi păstrată cresc evident dacă ea oferă un avantaj selectiv purtătorului ei, aceasta fiind cea de-a doua situaţie. Fisher a calculat în ambele cazuri *şansa de dispariţie* (extincţie) sau de *supravieţuire* pentru o mutaţie unică care are un avantaj extrem de mic, de numai 1 % din punct de vedere selectiv, în comparaţie cu şansa similară pentru o mutaţie unică lipsită de orice avantaj pentru selecţie. Este aproape surprinzător faptul că o mutaţie unică fără nici cel mai mic avantaj are în prima generaţie şansa de supravieţuire de peste 60 %, diferenţa faţă de mutaţia unică cu avantaj de 1 %, fiind minimă. Dar acest minim avantaj se cumulează încît într-un număr mare de generaţie permite supravieţuirea mutantei unice cu avantaj de 1 % faţă de mutanta unică fără nici un avantaj, care în acest interval are şansa de dispariţie totală. În tabelul de mai jos redăm rezultatele obţinute de Fisher.

Numărul generaţiilor	Probabilitatea de extincţie		Diferenţa	Probabilitatea de supravieţuire	
	fără avantaj	1 % avantaj		fără avantaj	1 % avantaj
1	0,3679	0,3642	0,0037	0,6321	0,6358
3	0,6259	0,6197	0,0062	0,3741	0,3803

Scanned with OKEN Scanner

(*continuare*)

Numărul generaţiilor	Probabilitatea de extincţie		Diferenţa	Probabilitatea de supravieţuire	
	fără avantaj	1% avantaj		fără avantaj	1% avantaj
7	0,7905	0,7825	0,0080	0,2095	0,2175
15	0,8873	0,8783	0,0090	0,1127	0,1217
31	0,9411	0,9313	0,0098	0,0589	0,0687
63	0,9698	0,9591	0,0107	0,0302	0,0409
127	0,9847	0,9729	0,0118	0,0153	0,0271
∞	1,0000	0,9803	0,0197	0,0000	0,0197

Cercetările ulterioare, datorate lui J. B. S. Haldane, E. B. Ford şi H. B. D. Kettlewell, au demonstrat că în realitate mutantele prezintă avantaje selective mult mai mari în mod frecvent de ordinul a 20—40%. Se înţelege astfel că însăşi mutantele unice au din această cauză o posibilitate foarte ridicată de supravieţuire şi de a contribui la sporirea variabilităţii populaţiei.

Este interesant de remarcat faptul că dintre categoriile de mutaţii pe care le-am prezentat, cele cromozomice par a se încadra în majoritatea lor în situaţia mutaţiilor nerecurente, numai cele genice fiind recurente.

Mutaţiile recurente sînt mutaţiile care se produc cu o frecvenţă ridicată şi exercită o presiune continuă asupra structurii genetice a populaţiei prin modificarea frecvenţelor. Această presiune este exercitată într-un

Scanned with OKEN Scanner

singur sens și continuu de către mutațiile ireversibile tinzînd să înlocuiască o alelă prin alta (pentru cazul simplificat pe care l-am acceptat al unei perechi de alele).

Mutațiile recurente cuprind două cazuri: transformarea unei alele A_1 în A_2, fără reversibilitate și transformarea reversibilă A_1 în A_2 și A_2 în A_1.

Dacă în populația care constituie obiectul cercetării vom nota frecvența alelei A_1 cu p și a alelei A_2 cu q și considerăm cazul general al mutațiilor recurente reversibile, atunci putem nota cu u proporția în care pe ansamblul populației alela A_1 se transformă în A_2 și cu v proporția transformărilor inverse. Este evident că după o generație frecvențele alelei A_1 și A_2 vor fi:

$$p_1 = p_0 - up_0 + vq_0 \qquad q_1 = q_0 - vq_0 + up_0$$

Se vor înregistra deci următoarele transformări de frecvență induse de procesul mutagen pentru cele două alele următoarele:

$$\Delta p = p_1 - p_0 = p_0 - up_0 + vq_0 - p_0 = vq_0 - up_0$$

$$\Delta q = q_1 - q_0 = q_0 - vq_0 + up_0 - q_0 = up_0 - vq_0$$

Presiunea mutațiilor reversibile nu conduce însă la un rezultat similar. Chiar dacă rata mutațiilor directe (u) nu este egală cu a celor de reversie (v), ceea ce este un caz frecvent, există însă un moment de echilibru în aceste transformări pe care le suferă populația. De cele mai multe ori se pare că mutațiile directe, adică de la tipul standard (sălbatic) spre alele noi sînt mai numeroase. După Müller și Oster (1957) se pare că proporția $u/v = 9/1$. Să acceptăm această valoare globală. Care este secretul atingerii unor valori de echilibru cînd este evident că mutațiile directe sînt de nouă ori mai numeroase?

Mecanismul echilibrării frecvențelor alelice cu toate că ratele mutațiilor directe și reversibile se mențin, este de factură statistică. Să presupunem că apare o alelă nouă în populație — A_2. Frecvența ei, în prima generație (q_1) este foarte restrînsă, afectînd puțini indivizi, Din această cauză, a frecvenței reduse dar și a ratei scăzute a mutațiilor spre tipul

Scanned with OKEN Scanner

sălbatic (A_1), fondul de indivizi purtători ai noii alele (A_2) aproape nu este afectat. Să ne imaginăm însă continua transformare masivă a alelei A_1 în A_2 pentru generațiile următoare și proporția scăzută de mutații reversibile. Aceste modificări au ca rezultat după un număr de generații faptul că frecvența alelei A_2 va înregistra valori mari, în timp ce cea a alelei A_1 valori scăzute. Se ajunge astfel la situația ca rata mare a mutațiilor directe să fie egalizată de rata scăzută a mutațiilor reverse din cauza proporției foarte mari a alelei A_2 în raport cu A_1. În această situație dacă alți factori evolutivi nu ar mai acționa, frecvențele celor două alele ar rămîne neschimbate. Se pune astfel problema determinării valorilor de echilibru ale frecvențelor, pe care le notăm cu $\hat{p}$ și $\hat{q}$.

Situația se rezolvă în mod simplu dacă pornim de la ideea echilibrului între mutațiile din cele două sensuri: în generații succesive frecvența uneia sau a celeilalte alele rămîne neschimbată. În rîndurile de mai sus am calculat modificarea frecvențelor în două generații succesive $\Delta p = p_1 - p_0$. Pentru a rezolva problema citată trebuie practic să egalizăm frecvențele din două generații succesive: $\hat{p} = p_n = p_{n+1}$. Adică:

$$p_1 = p_0 - up_0 + vq_0$$

$$\hat{p} = \hat{p} - u\hat{p} + v\hat{q}$$

Se știe că $q = 1 - p$. Deci se poate face această substituire:

$$\hat{p} = \hat{p} - u\hat{p} + v - v\hat{p}$$

$$u\hat{p} + v = \hat{p}v$$

$$\hat{p}(u+v) = v$$

$$\hat{p} = \frac{v}{u+v}; \text{ similar } \hat{q} =$$

Pentru cazul citat $u/v=9/1$, echilibrul între presiunile exercitate de mutația directă și reversă se stabilește la $p=0{,}10$ și $q=0{,}90$. Adică se verifică ipoteza pe care am bănuit-o: echilibrul se va instala cînd frecvența alelei noi (A_2) va fi foarte mare.

Cunoscînd valoarea frecvenței unei alele la echilibru se poate determina valoarea frecvenței acesteia după n generații:

$$p_n=\hat{p}+(p_0-\hat{p})\frac{1}{e^{(u+v)n}}$$

În expresia citată e este baza logaritmilor naturali (2,71.828 . . .). Este evident faptul că fracția conținînd la numitor acest termen tinde către zero cînd n tinde către infinit. Totodată diferența $p_0-\hat{p}$ poate înregistra trei categorii de valori: pozitive ($p_0>\hat{p}$), zero ($p_0=\hat{p}$) și negative ($p_0<\hat{p}$). În primul caz, odată cu scăderea valorii lui e, deci cu creșterea numărului de generații, valoarea lui p_n scade după o curbă exponențială tinzînd spre $\hat{p}$, cînd n tinde către infinit. În al doilea caz, p_n este egal cu $\hat{p}$ înregistrîndu-se o valoare invariabilă în timp (o dreaptă paralelă la abscisă). În al treilea caz valoarea lui p_n crește cu mărirea numărului de generații după o curbă logaritmică, tinzînd spre $\hat{p}$, cînd n tinde către infinit.

În figura 15 **a** prezentăm două cazuri concrete: o curbă pentru prima situație luînd $p_0=0{,}9$ și alta pentru situația a treia avînd $p_0=0{,}09$. În ambele cazuri s-a luat $\hat{p}=0{,}1$. Evident că pentru situația a doua ($p_0=\hat{p}$) se înregistrează o dreaptă ce intersectează ordonata la valoarea de 0,1 (valoarea lui $\hat{p}$ în cazul citat) și care este paralelă cu abscisa.

Se observă deci că presiunile exercitate de mutațiile directe și reverse manifestă tendința de a echilibra frecvențele celor două alele. Valoarea de echilibru ($\hat{p}$ sau $\hat{q}$) pare a fi o valoare limită pe care p_n și q_n tind să o atingă, cînd n tinde către infinit. Această caracteristică (existența unor valori

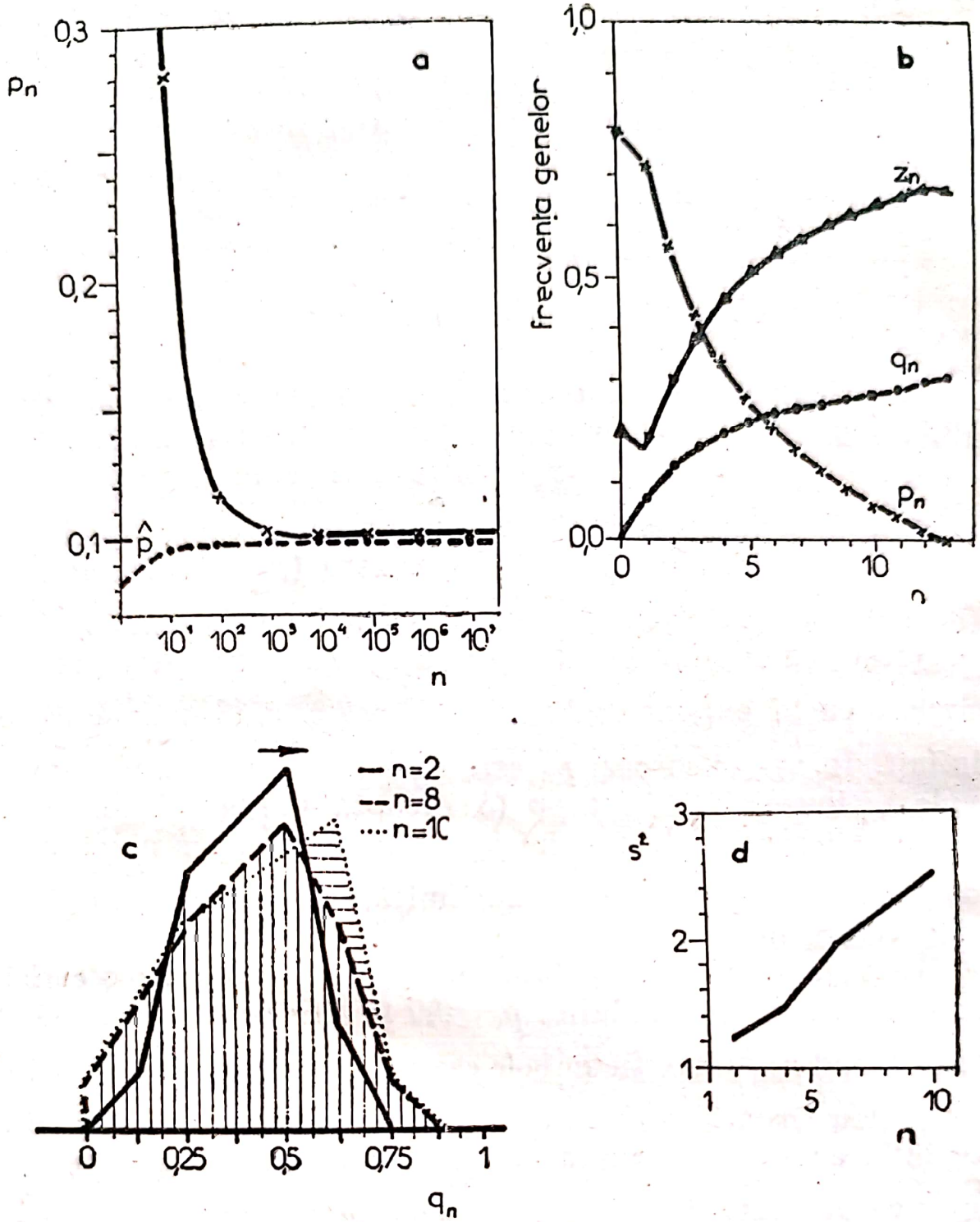


Fig. 15. — Efectul mutației recurente (a), a imigrației (b) și driftului genetic (c și d) asupra populației în funcție de numărul de generații (n). Pentru drift (c) se observă modificarea frecvenței medii ca număr de cazuri și valoare odată cu creșterea valorilor variației (d). Efectul driftului studiat prin modelare MoCaS, a se vedea în text (original).

de echilibru) diferenţiază mutaţiile reversibile de cele nereversibile, la acestea din urmă manifestîndu-se tendinţa înlocuirii totale a alelei sălbatice prin mutante (prin lipsa retromutaţiilor). Procesul decurge după o curbă exponenţială care la timpul zero porneşte de la frecvenţa 1,0 şi este asimptotă la ordonata timpului tinzînd către zero cînd *n* tinde către infinit.

2. Un alt factor evolutiv care acţionează sistemic îl reprezintă *recombinările genetice*. Prin ele se resintetizează în fiecare generaţie întreaga gamă de genotipuri ale variabilităţii populaţiei. Dacă prin recombinări se realizează genotipuri favorizate de selecţia naturală, frecvenţa lor va creşte treptat de la o generaţie la alta pînă cînd se va atinge o valoare superioară de echilibru (stabilă). Dacă recombinările produc genotipuri pe care selecţia naturală le elimină, frecvenţa lor în populaţie va scădea pînă la o valoare inferioară de echilibru cînd acţiunile contrare ale recombinărilor şi selecţiei naturale se compensează. În acest caz, prin recombinări genetice se realizează genotipuri încă nefolosite de selecţia naturală dar care în situaţia de modificare a condiţiilor de mediu reprezintă un important potenţial adaptativ al populaţiilor şi speciilor.

3. *Migraţiile*. Atît procesul de părăsire (*emigrare*), cît şi cel de intrare în populaţie (*imigrare*) a indivizilor din aceeaşi specie afectează structura genetică a acesteia. Prin migraţia indivizilor între populaţiile unei specii se realizează o modalitate esenţială de integrare genetică a acestora, dat fiind tendinţa de omogenizare a structurii genetice a tuturor populaţiilor speciei. Procesul acesta este cunoscut sub numele de *flux genetic*. Acţiunea lui se manifestă nu numai în cazul speciilor cu reproducere sexuală, unde informaţia genetică nouă, datorată acţiunii fluxului, este integrată în populaţii prin încrucişare sexuală. Un proces similar are loc şi în cazul speciilor agame la care integrarea în populaţii nu se realizează prin procesul sexual, dar informaţia genetică nouă lărgeşte sfera variabilităţii şi este, la fel ca la speciile sexuate, utilizată în procesul evolutiv de către selecţia naturală. Integrarea se realizează în acest caz în mod simplu, prin partici-

Scanned with OKEN Scanner

parea imigranților la acțiunea specifică a selecției naturale. Pentru speciile sexuate integrarea este dublă, prin încrucișarea dintre indivizi realizîndu-se o omogenizare mai fină a structurilor genetice, tinzîndu-se astfel către indivizi cu maximă heterozigoție.

Procesul migrației poate afecta o populație (autohtonă sau alohtonă) prin modificarea frecvenței unor alele deja existente, proces datorat exportului sau respectiv importului de indivizi purtători, și prin pierderea sau cîștigul de alele noi prin emigrație sau imigrație. Pentru o caracterizare mai precisă a proceselor să ne referim exclusiv la imigrație, procesul emigrării fiind simetric.

Aportul de alele noi prin imigrație este un proces în genere mai rar, dar interesant pentru că permite înțelegerea modalității în care se generalizează o mutantă în întreg arealul unei specii, sau într-o parte importantă a acestuia. Pentru simplificarea situației vom exclude acțiunea simultană a celorlalți factori evolutivi sistematici sau randomici. Vom presupune deci că în populație există două alele: A_1 și A_3, cu frecvențele de p_0 și z_0. În această populație se înregistrează în cursul unei generații un flux de M indivizi imigranți purtători ai alelelor A_1 și A_2 cu frecvențele p_m și q_m. Putem deci desemna prin m rata imigrării, valoarea acestuia fiind procentuală.

Rata imigrării se poate afla, în cazul de față, prin numărarea indivizilor migranți și a celor autohtoni. Procesul de analiză se poate desfășura pe un timp limitat, cunoscîndu-se cît reprezintă acesta din timpul total al unei generații. Dacă N este numărul tuturor indivizilor după imigrație, iar M cel al indivizilor imigranți, rata cu care se produce acest proces va fi:

$$m = M/N$$

Modificările produse de procesul imigrației asupra structurii genetice a populației vor forma trei cazuri diferite.

Cazul 1. Indivizii imigranți sînt purtători ai unei alele existente în populație dar cu o frecvență diferită. Este situația

alelei A_1 citată mai sus. În generația următoare se pot înregistra două variante opuse ale acestui caz. Cînd frecvența alelei în lotul de indivizi imigranți este mai mare decît în populația în care vin, se înregistrează o creștere a frecvenței ei în generația următoare. Dacă proporția alelei la imigranți este mai mică se va obține o scădere a frecvenței acesteia în populație.

Creșterile și scăderile de frecvență nu sînt în general mari de la o generație la alta, ținînd seama că numărul de indivizi imigranți este proporțional redus față de cel al populației în care vin. Deci, modificările într-un sens sau altul vor fi cu atît mai mari cu cît rata migrației va fi mai mare. Doi parametri conlucrează astfel în producerea modificărilor: atît diferența de frecvență a alelei între imigranți și populația în care vin, cît și rata imigrării.

Dacă în lotul de imigranți alela are aceeași frecvență ca în populația în care vin, nu se produc în general modificări. Excepție de la această regulă se întîlnesc în situațiile în care imigranții aduc una sau mai multe alele suplimentare față de cele ale populației.

Cazul 2. Indivizii imigranți aduc o alelă nouă, inexistentă anterior în populația în care aceștia vin. Apare evident faptul că proporția acesteia va crește odată cu scăderea frecvenței celorlalte alele din populație. Modificările de la o generație la alta se produc deci într-o singură direcție în acest caz; cea a creșterii frecvenței. Intensitatea modificării depinde de rata imigrării. Pentru exemplul ales mai sus, în acest fel va evolua frecvența alelei A .

Cazul 3. Indivizii imigranți nu sînt purtători ai unei alele existente în populația în care vin ci aduc alte alele pe care aceasta le posedă sau nu, fapt care ne interesează mai puțin. Într-un astfel de caz frecvența alelei absente la imigranți și prezente în populație va scădea în generația următoare. Modificările se produc deci într-un singur sens, cel al scăderii frecvenței alelei, fiind determinate ca intensitate de rata imigrării, respectiv de proporția de imigranți. În acest fel s-ar modifica frecvența alelei A_3 de la o generație la alta pentru exemplul citat în rîndurile de mai sus.

Scanned with OKEN Scanner

Trebuie să remarcăm faptul că în populațiile naturale, în cazul unei gene polialelice, modificările produse de imigrație în frecvența alelelor se încadrează rar într-una din cele trei situații semnalate, mai frecvent manifestîndu-se printr-o combinație a acestora.

În graficul 15 b este urmărită modificarea frecvenței genelor într-o populație cu $p_0=0,8$; $z_0=0,2$; $m=0,1$; $q_m=0,8$ ($p_m=0,2$). S-a considerat că alela A_2 este adusă pentru prima dată de imigranți în generația întîia, fluxul genetic continuînd apoi cu aceeași intensitate. În grafic sînt redate frecvențele celor trei alele în cursul a 13 generații în care alela A_1 ajunge cu o frecvență sub 1% ($p_{13}=0,006$). Se observă că imigrația afectează frecvența genelor în mod diferit: p_n prezintă o curbă descendentă de factură exponențială în timp ce q_n și z_n cîte o curbă logaritmică.

Pentru cititorii care doresc să aprofundeze modul în care se ajunge la definirea celor trei cazuri, vom analiza statistic situația a trei alele (A_1, A_2, A_3) în populație, în urma imigrării. Analiza impune două etape: determinarea frecvenței în generația următoare imigrării și apoi estimarea modificărilor produse.

Alela A_2 este introdusă în populație fără ca ea să fi existat anterior. Frecvența sa va fi egală cu produsul dintre frecvența pe care o înregistra în populația inițială (și implicit în lotul de imigranți) și proporția de indivizi imigranți față de întreaga populație în care au fost cuprinși. Matematic se obține astfel expresia:

$$q_1=mq_m$$

Dacă frecvența unei mutante nou introdusă într-o populație pare mai simplu de calculat, cunoașterea frecvenței unei mutante anterior existente nu este mult mai complicată și se realizează după același principiu. De exemplu ne putem referi la calculul frecvenței alelei A_1 după o generație, adică a lui p_1. El va fi o sumă între frecvența alelei indivizilor autohtoni și a celor imigranți dar raportată, bineînțeles la proporția dintre imigranți (m) și autohtoni ($1-m$). În acest fel se obține:

$$p_1=mp_m+(1-m)p_0$$

Putem de asemenea calcula frecvenţa z_1 a alelei A_3 în noua generaţie, după producerea imigranţiei. Presupunem că pentru această alelă nu s-au înregistrat indivizi imigranţi purtători; schimbarea produsă se referă la noua proporţie pe care o reprezintă indivizii purtători în întreaga populaţie şi anume de $(1-m)$. Pentru A_3 se înregistrează deci următoarea frecvenţă:

$$z_1=(1-m)z_0$$

În noua generaţie vor fi deci trei alele prezente, suma frecvenţelor lor fiind tot de 100% (sau 1), avînd însă următoarele valori:

$$[mp_m+(1-m)p_0]+(mq_m)+[(1-m)z_0]=1$$

sau:

$$m(p_m+q_m)+(1-m)(p_0+z_0)=1$$

De fapt ce modificări a indus imigrarea de indivizi în populaţie? Pentru a răspunde la această întrebare vom proceda ca în cazul mutaţiilor, prin calculul diferenţei între frecvenţele din generaţii succesive ale fiecărei alele. Obţinem următoarele rezultate:

1. Pentru alela A_1: $\Delta p=p_1-p_0$

$$\Delta p=mp_m+(1-m)p_0-p_0 \qquad \boxed{\Delta p=m(p_m-p_0)}$$

2. Pentru alela A_2: $\Delta q=q_1-0$

$$\boxed{\Delta q=mq_m}$$

3. Pentru alela A_3: $\Delta z=z_1-z_0$

$$\Delta z=(1-m)z_0-z_0 \qquad \boxed{\Delta z=mz_0}$$

Expresiile obţinute descriu cele trei tipuri de modificări posibile pe care le produce fluxul genetic prin imigraţie într-o populaţie. În cazul cînd alela există în populaţie, dar este adusă şi prin imigraţie (*cazul* 1, pentru A_1) modificarea este egală cu produsul între rata imigraţiei şi diferenţa

de frecvenţe între alela autohtonă şi imigrantă. În situaţia cînd alela nu a mai existat în populaţie (*cazul* 2, pentru A_2) modificarea frecvenţei ei este egală cu frecvenţa în noua generaţie. În cazul cînd pentru o alelă prezentă în populaţie nu există aport prin imigraţie, deşi fenomenul se produce (*cazul* 3, pentru A_3), modificarea frecvenţei ei este egală cu produsul între rata imigraţiei şi frecvenţa iniţială. Există şi un al patrulea caz teoretic: cînd nu se produce imigraţia, dar acesta este neinteresant pentru că nu se înregistrează nici o modificare a frecvenţelor genice.

Dacă nu intervin alţi factori, rata imigrărilor este relativ constantă de la o generaţie la alta. Se poate deci calcula efectul produs de imigraţie pentru o perioadă mai lungă de timp dacă se ţine seama de numărul de generaţii (n). Dintre cele trei cazuri, cel de-al doilea implică o precizare. Dacă se face produsul între $\Delta\bar{q}$ şi n, rezultatul obţinut va reflecta o situaţie particulară şi anume modificarea frecvenţei unei alele introdusă prin imigraţie în populaţie în prima generaţie, în generaţia zero fiind inexistentă. Dar dacă alela este introdusă în populaţie într-o generaţie oarecare, de exemplu k? Generaţia k va deveni prima generaţie în care alela este prezentă pentru populaţie, iar modificarea în timp va fi: $(n-k)\Delta q$, luînd în consideraţie numai valorile pozitive ale parantezei. Dacă $n<k$ se va socoti modificarea egală cu zero, dat fiind că anterior generaţiei k alela nu a fost prezentă în populaţie.

4. *Selecţia naturală* ca factor evolutiv sistematic va fi tratată în capitolul următor dată fiind importanţa ei şi varietatea foarte largă a tipurilor de acţiune. Pe de altă parte, deoarece selecţia naturală acţionează asupra tuturor celorlalţi factori punînd de acord, cel puţin teoretic, variabilitatea populaţională produsă sau modificată de aceştia cu cerinţele mediului, este necesar ca factorul citat să fie analizat după prezentarea tuturor celorlalţi. Este însă demn de subliniat importanţa selecţiei naturale pentru evoluţie ca fiind singurul factor care tinde să găsească un echilibru genetic nu dictat de ponderea statistică a diferitelor mutante sau ritmul unor procese (mutaţii, migraţii, drift etc.), ci în funcţie de cerinţele adaptative ale populaţiei impuse de mediul său de existenţă.

Scanned with OKEN Scanner

5. *Selecția sexuală* sau alegerea partenerului reproductiv este un factor evolutiv similar selecției naturale, deoarece acționează sistematic în înlăturarea unor caractere și fixarea altora pentru specie. Ea afectează variabilitatea genetică a fiecărei populații prin restrîngerea amplitudinii acesteia întocmai cum acționează selecția naturală ca factor sistematic și driftul genetic ca factor imprevizibil.

Încă din vremea lui Darwin conceptul de selecție sexuală a fost mult discutat, considerîndu-se a fi o interpretare antropomorfă. Cercetările ulterioare au confirmat însă justețea ideii lui Darwin. Sînt foarte clare astăzi cazurile de selecție a partenerului reproductiv în lumea păsărilor după coloritul penajului sau după cîntec. La fel sînt cunoscute „hainele nupțiale" ale multor mamifere în perioada reproducerii. Fenomene de același gen sînt întîlnite și la vertebratele inferioare: colorit sau comportament specific. Cercetările arată însă că fenomenul de preferențiabilitate este întîlnit în mare măsură și la nevertebrate. Într-o populație de *Drosophila melanogaster* formată experimental din 50% forme sălbatice și 50% mutante cu ochi albi, s-a constatat că după 25 de generații mutanta este practic eliminată, prin preferarea ca parteneri reproductivi exclusiv a masculilor normali de către femelele din ambele categorii.

Este greu de a prezenta în cîteva cuvinte cele mai importante aspecte ale caracterelor perigamice și comportamentului legate de reproducerea sexuată. Pentru cititorul care dorește să-și formeze o imagine mai amplă asupra problemei de față recomandăm ampla analiză pe care o face C. Motaș, în capitolul XI al cărții sale: „Charles Darwin". Se poate consulta direct însăși lucrarea lui Charles Darwin: „Descendența omului și selecția sexuală", care a fost tradusă de către Editura Academiei, în anul 1967, și în care autorul demonstrează prezența unor caractere sexuale secundare încă de la viermii anelizi dedicînd un număr mare de pagini analizei acestora la insecte și vertebrate.

Manifestarea caracterelor sexuale secundare în aproape întreg regnul animal, caractere care contrastează cu cerințele

Scanned with OKEN Scanner

de „camuflaj“ pe care le impune selecţia naturală, a făcut să se considere că cele două forţe selective se află într-o aprigă dispută. J. Huxley consideră însă că aceste caractere sînt în mare măsură folositoare pentru supravieţuirea preferenţială a indivizilor fiind în concordanţă cu cerinţele selecţiei naturale. Cîntecul masculului speciilor cîntătoare de păsări ar permite o delimitare a teritoriului contribuind la înlăturarea concurenţei intraspecifice în ceea ce priveşte hrana de exemplu. Nu este însă mai puţin adevărat că, pe această cale, pasărea cîntătoare îşi măreşte şansa de a fi depistată de un răpitor. Caracterul însă nu a fost eliminat dat fiind faptul că el este întîlnit la multe specii de păsări. Se pare că şansa de a atrage atenţia unei păsări răpitoare este mai puţin „costisitoare“ pentru specie decît o suprapopulare a teritoriului cu consecinţa inevitabilă a subnutririi indivizilor ca şi cea a luptei aprige de apărare a teritoriului de către primul ocupant. Avertismentul exprimat de cîntec joacă evident rolul unei arme de intimidare cu toate avantajele şi dezavantajele unei astfel de apărări. Se poate ca intrusul să nu ţină seama de avertisment şi astfel să se declanşeze lupta fizică între el şi ocupantul anterior. Dar în cele mai multe cazuri avertismentul este eficace.

Toate cele relatate par să situeze selecţia sexuală în aceeaşi situaţie în care se află driftul genetic faţă de selecţia naturală. Adică selecţia sexuală este o forţă evolutivă capabilă de a fixa o serie de caractere pentru întreaga specie dar numai cu „acordul“ selecţiei naturale. Desigur că driftul este un factor care elimină şi fixează în mod întîmplător caracterele, în timp ce selecţia sexuală acţionează sistematic, fiind un proces orientat. În multe cazuri caracterele pe care tinde să le fixeze se dovedesc a asigura însăşi supravieţuirea indivizilor fiind păstrate concomitent de către selecţia naturală. O a doua situaţie se poate ivi dacă caracterele perigamice se dovedesc a implica într-o oarecare măsură şi dezavantaje. În acest caz selecţia naturală face o „minuţioasă analiză“ comparativă a avantajelor şi dezavantajelor ansamblului de caractere al indivizilor şi, în funcţie de rezultatul final, concretizat prin diferenţa de mortalitate, acceptă sau respinge

Scanned with OKEN Scanner

caracterele impuse incipient de selecția sexuală. Există și o a treia situație cînd unele caractere perigamice se dovedesc în cea mai mare măsură dezavantajoase pentru supraviețuirea indivizilor în funcție de mediul (abiotic și biotic) în care trăiesc. Eliminarea lor este astfel inevitabilă. Această a treia variantă posibilă indică faptul că, în multe cazuri, dezvoltarea excesivă a caracterelor sexuale secundare este limitată de către selecția naturală, acest uimitor de activ dirijor al întregului proces evolutiv. Selecția sexuală ca și driftul se manifestă deci într-un cîmp de activitate controlat și limitat de selecția naturală, așa după cum aceasta exercită aceleași acțiuni asupra tuturor factorilor evolutivi.

Din cauzele citate, ale unei relative concordanțe între acțiunea selecției naturale și sexuale, aceasta din urmă este considerată de către unii biologi ca o categorie specială de selecție naturală. Datorită obiectivelor specifice, celor două categorii de selecție, care conduc uneori la o opoziție între acțiunea celor doi factori, credem că este mai bine să urmăm cu încredere intuiția lui Darwin care a considerat selecția naturală și sexuală drept doi factori independenți ai procesului evolutiv. De altfel fără condițiile limitative impuse de selecția naturală, selecția sexuală nu ar permite fixarea unor caractere care să asigure supraviețuirea preferențială a indivizilor purtători, ci a caracterelor care să le asigure alegerea preferențială ca parteneri reproductivi, ceea ce nu implică întotdeauna avantaje în supraviețuire. Obiectivele urmărite de acțiunea celor doi factori sistematici sînt deci diferite.

B. A doua categorie de factori ai procesului evolutiv sînt *factorii întîmplători*. Acțiunea lor este imprevizibilă, fiind comparabilă, așa cum arătam, cu extragerea din urnă a numerelor cîștigătoare.

Factorul randomic, care produce modificările cele mai rapide de la o generație la alta, este fără îndoială *driftul genetic*. Acest fenomen a fost descris de către Sewal Wright în 1921, fiind desemnat și cu numele de *efectul Wright*. Drift în limba engleză înseamnă „derivă", semnificînd tocmai „navigația" întîmplătoare, fără cîrmă, a unei populații.

Scanned with OKEN Scanner

Efectul este datorat în esenţă numărului mic de indivizi. O populaţie redusă numeric înseamnă o reprezentare nonstatistică a fiecărei structuri genetice. Acest număr redus de părinţi şi descendenţi supune populaţia la fluctuaţii ale structurii genetice datorate erorii probelor mici. În mod întîmplător descendenţii unui genotip sînt mult mai mulţi sau mai puţini decît au fost proporţional în generaţia anterioară, aceasta putînd implica şi prezenţa exclusivă sau dispariţia totală a unei alele. Proporţia între mutante se schimbă astfel neaşteptat.

Foarte cunoscut este efectul Wright care se produce în fiecare familie umană. Dacă părinţii ar avea un număr reprezentativ statistic de copii, jumătate ar fi băieţi şi jumătate fete, datorită proporţiei între genotipii XY şi XX care rezultă prin combinarea statistică între celulele reproducătoare. Dar, în general, fiecare familie are un număr redus de copii. În unele familii toţi copiii sînt băieţi, în altele fete, şi în cele mai multe nu se păstrează proporţia statistică de 50% între cele două sexe pentru descendenţi. Sînt şi multe familii fără copii, ceea ce implică pierderea pentru populaţie a genelor părinţilor.

Mai mult sau mai puţin, driftul genetic acţionează în orice populaţie cu un număr finit de indivizi. Condiţia exercitării acestei acţiuni este legată de numărul mic de indivizi. Această caracteristică este foarte variabilă. Sewal Wright a încercat să găsească posibilităţi de definire mai exactă a valorii sub care începe să acţioneze deriva genetică. După el valoarea definitorie a populaţiilor mici este dependenţă de numărul de indivizi ai populaţiei (N), de proporţia imigranţilor (m), de rata mutaţiilor (u) şi de coeficientul de selecţie (s). O populaţie este mică, adică afectată de deriva genetică, dacă fiecare din produsul $4\,Nu$, $4\,Nm$ sau $4\,Ns$ este mai mic decît *1*. O populaţie închisă de *Drosophila*, fără migraţii, dar la care $u=10^{-5}$ şi $s=0{,}2$, este mică dacă nu depăşeşte 125 000 indivizi, ceea ce este un număr suficient de mare. Pe de altă parte o alelă cu un coeficient de selecţie de 20% (0,2), ceea ce reprezintă o valoare frecventă, face imposibilă manifestarea driftului genetic într-o populaţie oricît de mică, dat fiind faptul că limita acţiunii acestuia este între unu şi doi indivizi.

Scanned with OKEN Scanner

Acțiunea derivei genetice se poate asemăna cu formarea generației următoare prin alegerea la întîmplare a unui număr de celule ou (rezultate din fecundarea ovulelor de spermatozoizi) din totalul posibil prin libera încrucișare între gameți. Este deci un triaj imprevizibil: majoritatea indivizilor potențiali sînt eliminați fără a avea vreo calitate sau deficiență. În acest fel variabilitatea populației este afectată prin schimbarea caracteristicilor ei. În multe cazuri se constată, de exemplu, faptul că deriva genetică poate chiar să instaleze starea de homozigoție prin pierderea accidentală a unei alele dintr-o pereche.

Efectul Wright își poate face simțită acțiunea atît în populații mici, cît și în populații mari, dar în care se creează cupluri stabile sau se manifestă grupuri reproductive determinate de exemplu din cauza proximității spațiale sau a unui comportament specific. Este interesant că frecvența medie a unei alele pentru mai multe populații mici sau pentru o populație mare cu compartimentări reproductive, nu este deviată de la o generație la alta, chiar dacă în unele populații sau compartimente se instalează starea de homozigoție. În schimb proporția frecvenței medii scade, înregistrîndu-se o risipire a valorilor, multe populații mici avînd altă frecvență a alelei decît cea medie. Dacă se face un studiu statistic se observă că varianța (s^2) înregistrează valori tot mai mari, datorită acestor frecvențe foarte diferite din populațiile mici. Cu cît populațiile sînt mai mici, cu atît abaterile vor fi mai mari. Redăm în tabelul de mai jos acest fenomen dependent de numărul de indivizi (N) ai populației și al frecvenței inițiale a alelei A_2 (q):

N	$q=0,5$	$q=0,1$	$q=0,05$
100 000	0,001 118	0,000 671	0,000 487
10 000	0,003 535	0,002 121	0,001 541
1 000	0,011 180	0,006 708	0,004 873
100	0,035 355	0,021 213	0,015 411
50	0,050 000	0,030 000	0,021 794
20	0,079 057	0,047 434	0,034 460

Scanned with OKEN Scanner

Datele tabelului sînt citate după W. Stahl, D. Rasch, R. Šiler şi J. Váchal (1974), fiind prezentate valorile abaterii standard (s) şi nu ale varianţei (s^2).

Modificările pe care le produce deriva genetică în frecvenţa unei alele au făcut obiectul a numeroase studii. În ultima vreme biologii au apelat la calculatoare. În cartea lui Lawrence Mettler şi Thomas Gregg: „Genetica populaţiilor şi evoluţia", tradusă în 1974 în limba română, se prezintă rezultatele unei astfel de cercetări prin modelarea procesului. Desigur că numai un calculator are capacitatea de-a prelucra volumul mare de date implicat, într-un timp util. De exemplu, cercetările lui Henry Schaffer citate în lucrare au avut ca obiect patru sute de populaţii de cîte opt indivizi pe parcursul a treizeci şi două de generaţii. Un volum mai mic de date poate fi însă, e drept cu ceva mai mult efort, prelucrat cu mijloace simple la îndemîna oricui. Rezultatele nu vor fi atît de spectaculoase sau atît de riguroase sub aspect probabilistic: important însă va fi faptul că se va înţelege mecanismul intim al procesului.

Am căutat la rîndul nostru un sistem simplu de modelare al derivei genetice care să respecte în desfăşurare logica fenomenului biologic şi să ofere cel puţin o imagine grosieră din punct de vedere cantitativ. Modelul probabilistic pe care îl prezentăm este extrem de simplu din punct de vedere al realizării tehnice. Sînt necesare trei seturi de cîte 16 bile de cîte o culoare (de exemplu negru, roşu, alb) şi patru zaruri. Pentru calcule sînt necesare o riglă de calcul şi puţină răbdare. Sau numai răbdare. În circa patru ore se poate modela transformarea a cel puţin douăzeci de populaţii, sub acţiunea driftului, pe parcursul a zece generaţii şi tot în acest interval se poate face şi interpretarea rezultatelor.

Se studiază evoluţia unei populaţii formată din opt indivizi (deci patru cupluri reproductive). Acest număr este suficient pentru a permite manifestarea a două gene (A_1 şi A_2) şi trei genotipuri (A_1A_1, A_1A_2 şi A_2A_2), după modelul descoperit de Mendel, adică cu proporţia iniţială de 1 : 2 : 1. Se studiază populaţii de opt indivizi (2+4+2) şi nu de patru, pentru a permite toate combinaţiile reproductive dintre genotipuri. Existenţa a cîte un singur individ pentru genotipurile homozigote ar fi exclus două combinaţii şi anume $A_1A_1 \times A_1A_1$ şi $A_2A_2 \times A_2A_2$.

Cele trei genotipuri sînt reprezentate în model prin trei categorii de bile: negre pentru A_1A_1, roşii pentru A_1A_2 şi alb pentru A_2A_2 sau orice alt set de trei culori perfect distincte. În acest fel se vor utiliza pentru prima

Scanned with OKEN Scanner

generaţie două bile negre, patru roşii, şi două albe pentru a respecta proporţia mendeleană 1 : 2 : 1. Menţionăm că dacă s-ar utiliza o maşină de calcul, genotipurile ar putea fi mai simplu reprezentate prin alelele componente: A_1 şi A_2. Existenţa a două alele ar permite utilizarea sistemului binar, cele trei genotipuri putînd fi reprezentate astfel: 1.1; 1.0; 0.0. Pentru modelul nostru, utilizarea acestei modalităţi binare (deci a două culori de bile) ar implica un număr total de 16 bile şi ar avea ca rezultat pierderea rapidităţii modelării şi o complicaţie inutilă, fără avantaje.

Cele opt bile se introduc într-o cutie, se amestecă, iar cutia se înclină apoi pe o latură pentru ca bilele să formeze un singur şir. Rolul acestui prim moment al modelării este de-a obţine cupluri întîmplătoare între indivizi. Se modelează astfel panmixia sau încrucişarea întîmplătoare dintre indivizi, fără preferenţiabilitate. Panmixia este un proces independent de drift. Opusul panmixiei este reprezentat de selecţia sexuală. În mod obligatoriu unul dintre cele două procese însoţeşte driftul genetic. Am ales panmixia pentru că este o condiţie a echilibrului Hardy-Weinberg, neinfluenţînd modificările pe care le induce driftul.

Numărul maxim de combinaţii posibile este de şase: trei între cele două genotipuri homozigote şi trei cu participarea cel puţin a unui individ heterozigot. Descendenţa primelor trei cupluri este previzibilă prin aplicarea modelului mendelean; în schimb descendenţa celorlalte trei cupluri nu este previzibilă. Chiar dacă dintr-un cuplu pot rezulta numai două genotipuri, în cazul că se admit doi descendenţi, hazardul poate genera cel puţin trei situaţii: cei doi descendenţi reprezentînd cîte un genotip sau fiind purtătorii exclusiv al unuia sau al celuilalt. Este exact situaţia sexului copiilor: deşi statistic o familie cu doi copii ar trebui să aibă un băiat şi o fată, de cîte ori, prin hazardul combinării celulelor reproducătoare nu se întîmplă ca ambii să fie sau băieţi sau fete. Cele şase cupluri posibile sînt următoarele:

1. $A_1A_1 \times A_1A_1$	toţi descendenţii A_1A_1
2. $A_2A_2 \times A_2A_2$	„ „ A_2A_2
3. $A_1A_1 \times A_2A_2$	„ „ A_1A_2
4. $A_1A_2 \times A_1A_1$	imprevizibil în cazul unui singur descendent
5. $A_1A_2 \times A_1A_2$	
6. $A_1A_2 \times A_2A_2$	

Pentru cuplurile imprevizibile intervine deci un moment de utilizare al hazardului în modelare. Deci numarea genotipului unui astfel de descendent

imprevizibil se realizează prin aruncarea zarului. Dacă se prevăd mai mulți descendenți imprevizibili pentru un același cuplu de indivizi parentali se aruncă un număr corespunzător de zaruri; modelul nostru are ca cifră limită patru.

Alegerea genotipului după căderea zarului se face astfel: pentru numărul cîștigător 1 sau 2 descendentul va fi A_1A_1, pentru 3 sau 4 — A_1A_2 și pentru 5 sau 6 — A_2A_2. Deoarece toate cele șase fețe ale unui zar au șanse egale, se pot alege orice corespondențe între numere și genotipuri. În cazul nostru am ales acest cod prin ușurința de a fi reținut: primului genotip homozigot îi aparțin primele două numere, heterozigotului cuplul de numere intermediare din serie, homozigotului al doilea ultimele două. Se pot confecționa și zaruri a căror fețe să fie colorate cu negru, roșu și alb, respectînd simbolurile genotipurilor.

Un al doilea moment, cînd se modelează întîmplarea datorată driftului genetic, este cel al numărului de descendenți. Populația invariabil trebuie să își păstreze numărul de opt în model. Se pot deci lua pentru cele patru cupluri în mod egal cîte doi descendenți — totalul fiind opt. Dar în acest fel se exclude o importantă intervenție a hazardului: nu toate familiile au același număr de descendenți și aceasta afectează însăși proporția celor două alele. Putem alege patru numere încît suma lor să fie opt iar media doi; ambele condiții se reduc de fapt la una fiind corelate. Setul cel mai convenabil pare a fi: 0, 1, 3, 4 ținînd seama că există în populațiile naturale și cupluri fără descendenți, fapt oglindit în model. Se mai poate alege și un al doilea set posibil: 1, 2, 2, 3, dar hazardul intervine în mai mică măsură prin lipsa descendenței zero și prin două descendențe egale. Să presupunem că admitem setul: 0, 1, 3, 4. După amestecul bilelor și gruparea lor într-un singur șir se pot identifica patru cupluri de la stînga la dreapta. Primul nu va fi înlocuit de nici o bilă, al doilea de una, al treilea de trei, al patrulea de patru. Noua componență a populației se realizează într-o cutie goală în care se adaugă bilele ca număr și culoare corespunzătoare determinărilor genetice ale cuplurilor de părinți și hazardului. Hazardul este deci, în acest caz, legat de cele trei momente menționate mai sus:

— Formarea întîmplătoare a unui număr limitat de cupluri cu excluderea unui număr de variante; șase combinații sînt posibile dar nu se utilizează decît patru. Se modelează astfel panmixia.

— Pentru descendența imprevizibilă sînt șanse egale ca să apară în descendență toate genotipurile posibile din recombinarea genelor parentale dar în cazurile cînd se poate alege deci cînd nu există un singur

Scanned with OKEN Scanner

genotip pentru întreaga descendenţă genotipurile urmaşilor sînt alese întîmplător. Acesta este efectul numărul unu al acţiunii driftului genetic.

— Numărul de ordine al cuplului ceea ce implică un număr diferit de descendenţi putîndu-se înregistra între zero şi patru. Acesta este al doilea efect prin care se manifestă driftul genetic.

De fapt cele două momente citate reprezintă modalităţile particulare de acţiune ale derivei genetice.

Datele obţinute se trec într-un formular pregătit anterior în care, coloanele indică frecvenţa celor trei genotipuri şi două gene iar rîndurile, numărul generaţiei. Frecvenţa genelor se calculează din cea a genotipurilor ştiind că pentru o genă ea este egală cu frecvenţa genotipului homozigot plus jumătate din heterozigot. De fapt se va urmări abaterea unei singure frecvenţe: cea pentru gena $A_2(q_n)$.

În modelul prezentat se porneşte de la $q_1=0,5$. Pentru calculul abaterilor produse de deriva genetică este necesar a se studia q_n pentru mai multe populaţii în aceeaşi generaţie; cu cît numărul este mai mare, cu atît se înregistrează mai perfect abaterile posibile. Deci, trebuie studiat un lot de populaţii pentru fiecare generaţie. Se va putea astfel calcula frecvenţa medie şi varianta (s^2). Se va vedea cum de la o generaţie la alta media nu va înregistra schimbări în ceea ce priveşte frecvenţa medie a tuturor populaţiilor. Aceasta pentru că cu fiecare nouă generaţie deşi risipirea valorilor de o parte şi de alta a mediei va fi mai accentuată (aproximativ tot atîtea valori de o parte şi de alta şi la distanţe egale de medie) valoarea ei este neschimbată. În schimb se va înregistra o turtire a curbei frecvenţelor (fig. 15 *a*). Abaterea tot mai accentuată a valorilor de la medie este însă înregistrată de varianţă a cărei valoare creşte odată cu numărul generaţiilor demonstrînd creşterea neomogenităţii lotului de populaţii (fig. 15 *d*).

Cele două figuri (15 *c* şi *d*) sînt rezultatul unei cercetări prin utilizarea modelării citate. Sperăm că ea va da satisfacţie cititorilor doritori să aprofundeze problema rolului hazardului în evoluţie. Menţionăm că modelul nostru pare original dat fiind că ideile călăuzitoare şi regulile nu le-am mai întîlnit în literatura de specialitate, deşi bile şi zaruri sînt utilizate în orice modelare probabilistică. Îl rugăm pe cititor de a ne ierta slăbiciunea de a-i da un nume: modelarea *MoCaS*. Numele reprezintă iniţialele pentru Monte Carlo, metodă a numerelor cîştigătoare pentru modelarea hazardului, utilizată special (*S*) pentru cazul derivei genetice. Sperăm că modelarea

Scanned with OKEN Scanner

MoCaS va fi un joc îndrăgit de tinerii studioşi cărora le va deschide poate drumul către modelarea prin calculator.

De fapt, indiferent de accepţia sa ulterioară, modelarea *MoCaS* şi-a şi jucat rolul esenţial: faptul că a permis evidenţierea pentru cititor a mecanismelor componente ale driftului sub forma celor două momente ale unui joc concret, inteligibil.

Diversificarea genetică a populaţiilor unei specii pe calea driftului genetic şi mai ales rolul acestuia în evoluţie a fost şi este încă o problemă extrem de controversată. Multă vreme s-a crezut că deriva genetică a avut o contribuţie puţin importantă în evoluţia speciilor. S-au înregistrat însă un număr de cazuri care demonstrează rolul acestui proces cel puţin pentru diferenţierea genetică a populaţiilor. Caracterele afectate de drift sînt fie neutre, faţă de care selecţia este indiferentă, ceea ce permite generalizarea lor prin întîmplare, fie avantajoase, driftul conlucrînd cu selecţia. Cazul generalizării pentru o populaţie de caractere dăunătoare prin acţiunea derivei genetice nu se cunosc, probabil şi pentru faptul că astfel de populaţii sau grupe infrapopulaţionale sînt distruse de selecţie.

De cele mai multe ori însă situaţia este mult mai complicată: caractere cu valoare selectivă nulă (indiferente) pot fi corelate cu caractere avantajoase sau dezavantajoase prin existenţa blocurilor genice de linkage care constituie adevărate „supergene".

Împletirea strînsă între intervenţia hazardului (prin driftul genetic) şi a necesităţii (prin acţiunea de triaj a selecţiei naturale) creează situaţii extrem de complexe care după un număr de generaţii devin indescifrabile din punctul de vedere al măsurii în care fiecare factor şi-a adus contribuţia. Un exemplu îl constituie polimorfismul melcului *Cepaea nemoralis*, specie comună în vestul şi centrul Europei (fig. 16). La noi în ţară se poate întîlni foarte frecvent prin grădini, parcuri şi păduri de cîmpie o altă specie — *C. vindobonensis* cu o variabilitate similară. La *C. nemoralis* polimorfismul cochiliei este datorat coloraţiei diverse datorate mai multor seturi de alele. Culoarea de fond poate fi galben deschis (*y*),

Scanned with OKEN Scanner

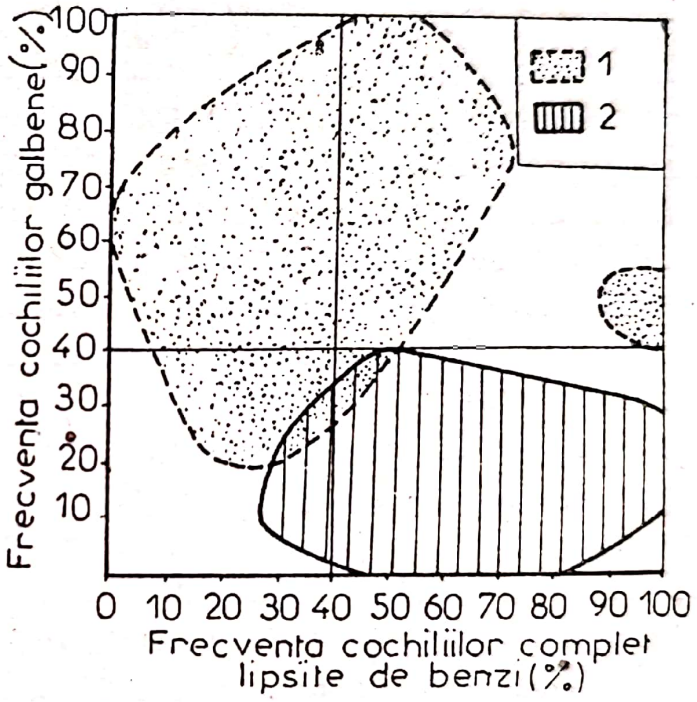


Fig. 16. — Polimorfismul la *Cepaea nemoralis*: *sus* — cîteva tipuri; *jos* — interacțiunea dintre selecție și driftul genetic în realizarea adaptării de homocromie: **1** — habitate luminoase (ierburi, arbuști), **2** — păduri. Se observă că în păduri domină forme închise la culoare (frecvența cochiliilor galbene fiind redusă), care sînt în mare măsură uniforme, lipsite de dungi. În habitatele luminoase domină cochiliile galbene cu sau fără dungi existînd o variabilitate mai largă a mediului de viață. Homocromia nu este perfectă ci reprezintă un „compromis" adaptativ (figura de *sus* după Dowdeswell, 1959, cea de *jos* după Cain și Sheppard, 1954, cu modificări).

roz (Y) sau brun (Y^+); pot exista dungi mai închise la culoare (b) sau aceste dungi pot lipsi (B). În paranteză s-au trecut alelele determinante ale caracterului respectiv: Y^+ este dominant față de celelalte două, Y numai față de y; B este dominant față de b. Numărul maxim al dungilor este cinci dar se întîlnesc toate variantele posibile pînă la o singură dungă; atît numărul cît și poziția dungilor sînt determinate de alte alele.

Cercetările asupra polimorfismului acestui melc au condus în deceniul al cincilea al secolului al XX-lea la realizarea a două studii astăzi clasice, datorate lui M. Lamotte (1951)

Scanned with OKEN Scanner

pentru populaţii din sudul Franţei (zona Tarascon) şi A. J. Cain şi P. M. Sheppard (1954) pe populaţii din centrul Angliei (zona Oxford). În ambele cazuri s-a constatat acelaşi lucru: populaţiile mici sînt mult mai diferite între ele decît populaţiile mari care sînt mai uniforme. Interpretarea fenomenului este diferită. Lamotte susţine că deriva genetică este cauza acestui fenomen ea fiind potenţată de mărimea redusă a populaţiilor. Cain şi Sheppard susţin însă că selecţia naturală este factorul principal care determină caracteristicile citate. Ei constată astfel că, în general în biotopul silvic se întîlnesc frecvent forme mai închise la culoare (brune) în timp ce în zone deschise domină cochiliile galbene. În biotopuri uniforme sînt caracteristice cochiliile fără dungi, în timp ce în cele cu contraste între umbră şi lumină — cele cu dungi. În acest fel este evidentă concordanţa între culoarea de protecţie şi mediu, datorată acţiunii acestuia ca factor de selecţie. Pe această bază Cain şi Sheppard explică şi diferenţele mai mari pentru populaţiile mici.

Populaţiile mari au un areal mai întins cuprinzînd în bună măsură întreaga diversitate de habitate. Factorii de selecţie acţionează în direcţii foarte diferite impunînd reţinerea unor forme cu valoare adaptativă maximă pentru întreaga diversitate de cerinţe: deci mai mult sau mai puţin indivizi cu calităţi medii. Populaţiile mici sînt la dispoziţia acţiunii selective a unei singure categorii de biotop. Aceasta face ca selecţia să impună caractere strict adaptative pentru biotopul populaţiei. Pe această bază se nasc diferenţele mari dintre populaţiile mici. Populaţiile mari sînt uniforme predominînd forme medii, populaţiile mici sînt diferite predominînd formele extreme. Factorii de selecţie par să fie biotici, după Cain şi Sheppard reprezentaţi prin sturzul cîntător care identifică mai rapid melcii cu o coloraţie contrastantă cu mediul lor de existenţă consumîndu-i după spargerea cochiliei. Cei doi cercetători au studiat şi procentul categoriilor de cochilii sparte în medii diferite găsind argumente puternice pentru susţinerea ideii citate.

S-ar părea deci că prin acţiunea selecţiei naturale se pot explica şi cazurile de ajustare a frecvenţei unei alele datorate

Scanned with OKEN Scanner

derivei genetice. De fapt aceasta este o aparenţă. Selecţia este un factor „ultim", care acceptă unele structuri genetice şi le respinge pe cele complementare. Dar procesul nu se poate desfăşura în lipsa unei variabilităţi prealabile. Deriva genetică este un factor care nu creează noi categorii genetice, ci acţionează în ansamblul unei populaţii potenţînd sporirea frecvenţei unora şi micşorînd ponderea altora. Este ca un copil inconştient care risipeşte în cameră lucrurile pe care părinţii le strîng şi le aranjează pe grupe (din care, evident tind să elimine unele). Uneori copilul acesta aruncă cîteva obiecte pe geam. Dar în altă cameră alt copil nu le aruncă tocmai pe aceleaşi, aşa că în întreaga locuinţă (reprezentînd în această comparaţie arealul speciei) ele nu se pierd. Deriva genetică produce dezordine acolo unde selecţia face ordine. Dar ambii factori există pentru că nicăieri nu se manifestă nici ordine nici dezordine totală. Nu se poate nega intervenţia hazardului, chiar pentru o acţiune bine evidenţiată a selecţiei, în cazurile hotărîrii numărului şi felului descendenţilor (ceea ce implică păstrarea unui număr redus de genotipuri din totalul posibil).

În rîndurile de mai sus am asimilat „ordinea" unei structuri genetice adaptate mediului şi „dezordinea" lipsei unei astfel de corelaţii. Absolutizarea ideii conduce către o concepţie unilaterală: în cazul caracterelor neutre problema citată nu se mai pune. În alte cazuri, deriva genetică este posibil să potenţeze sporirea frecvenţei unei alele în concordanţă cu selecţia, deşi în generaţia următoare ea îşi schimbă acţiunea nefiind un factor sistematic. Ideea opoziţiei între acţiunea selecţiei naturale şi a derivei genetice nu trebuie deci generalizată. Acestea sînt două forţe care uneori se opun alteori conlucrează, dar întotdeauna manifestarea driftului impune acţiunea selecţiei naturale.

Trebuie să subliniem faptul că încrucişarea nepreferenţială între indivizi, deci panmixia, nu este un factor evolutiv deoarece nu modifică frecvenţele genotipurilor. Ea este numai o condiţie a manifestării echilibrului Hardy-Weinberg, opusă selecţiei sexuale, aşa cum numărul mare de indivizi, lipsa mutaţiilor, migraţiilor şi acţiunii selecţiei naturale sînt cele-

Scanned with OKEN Scanner

lalte condiţii necesare ale echilibrului populaţiilor ideale care înseamnă de fapt excluderea procesului evolutiv.

Toţi factorii citaţi, modificînd într-o formă sau alta structura genetică a populaţiei, au însă de trecut un examen important de confirmare a caracterelor evidenţiate: selecţia naturală. Acestui factor de o deosebită importanţă îi dedicăm capitolul următor.

Scanned with OKEN Scanner

VII. TEORIA DARWINISTĂ A SELECȚIEI NATURALE

Am arătat încă în capitolul privind variabilitatea ce raporturi există între factorii evoluției din punctul de vedere actual.

Recombinările genetice, mutațiile și migrațiile sînt factori evolutivi generatori de variabilitate, în timp ce driftul, selecția sexuală și selecția naturală acționează restrictiv în acest sens. Dintre toți cei șase factori principali ai procesului evolutiv, selecția naturală îndeplinește rolul de mecanism al conexiunii inverse între populație și mediul său de existență. Ea acționează astfel ca un proces de feed-back evolutiv care permite autoreglarea populațională. Selecția naturală are o importanță deosebită între factorii evolutivi, fiind singurul care acționează în sensul realizării cerinței unității dintre organism și mediu.

În „Originea speciilor", Darwin consideră selecția naturală drept „principiul prin care orice variație neînsemnată, dacă este folositoare se păstrează" și tot el remarcă faptul că expresia: „supraviețuirea celui mai apt" este mai potrivită.

Practic însă ce poate însemna supraviețuirea preferențială? Tot Darwin arată că variațiile care conferă un avantaj părinților, permițîndu-le supraviețuirea proporțional mai mare decît a indivizilor care nu posedă aceste caractere, vor acționa în același sens în generațiile următoare, evident dacă mediul se păstrează constant. Se poate astfel înțelege accepția actuală a selecției naturale ca mortalitate diferențială.

Sigur că selecția nu poate realiza, în totalitate, procesul de triaj într-o singură generație. Aceasta din cauză că ea nu acționează decît asupra fenotipilor, ceea ce permite alelelor

Scanned with OKEN Scanner

recesive să rămînă neeliminate în fiecare nouă generaţie, pe calea recombinării, manifestîndu-se reapariţia genotipilor şi respectiv fenotipilor neavantajoşi.

Dacă selecţia ar acţiona direct asupra genelor ar fi posibilă formarea adaptării într-o singură generaţie. Selecţia nu acţionează însă nici asupra genotipilor, ceea ce înseamnă o oarecare lipsă de eficienţă, din cauza transmiterii înlănţuite a multor gene împiedicîndu-se astfel eliminarea unor alele neavantajoase dintr-un bloc. Selecţia triază fenotipii, ceea ce şi scade extrem de mult eficienţa.

Acţiunea factorilor de selecţie se manifestă pe tot parcursul existenţei individuale. În acest fel se citează patru etape: selecţia reproducătorilor (1), selecţia gameţilor (2), selecţia embrionilor (3) şi selecţia juvenililor (4).

1. Cele patru etape de triaj se înlănţuie, pornind de la reproducerea indivizilor maturi. În această etapă sînt înlăturaţi de la reproducere o serie întreagă de indivizi maturi. De cele mai multe ori sînt eliminaţi indivizii cu vigurozitate mai scăzută, care sînt înfrînţi în luptele prenupţiale dintre masculi. Indivizii înlăturaţi nu sînt omorîţi, ci numai nu participă la reproducere. Astfel, nu se elimină indivizii care abia au atins maturaţia şi care peste unul sau două cicluri reproductive vor forma fondul esenţial de indivizi reproducători. În afară de această modalitate „blîndă" de acţiune a selecţiei, indivizii maturi, ca şi cei senescenţi (indivizii bătrîni) sînt triaţi din populaţie prin mortalitate, datorită fie prădătorismului, fie indirect, după scăderea vitalităţii, prin înfometare sau sensibilizare la îmbolnăvire.

2. O altă etapă de acţiune a selecţiei se desfăşoară asupra gameţilor. Prin existenţa garniturii cromozomiale haploide, gameţii relevă fenotipic caracteristicile genelor purtătoare. În cazul unui individ heterozigot cu o genă dominantă, caracteristicile fenotipice ale genei recesive sînt relevate la gameţii purtători. Diferenţa de viabilitate, în primul rînd, ca şi mortalitatea celulelor reproducătoare mascule îşi spun cuvîntul. Din multitudinea de gameţi produşi de fiecare cuplu de indivizi se selecţionează numai un număr limitat, care participă doi cîte doi la formarea celulei-ou. Această partici-

Scanned with OKEN Scanner

pare limitată a gameţilor celor două sexe în procesul fecundării a primit numele de *selecţie gametică*.

3. A treia etapă se manifestă în stadiul prenatal. O astfel de selecţie este legată de formarea unor genotipuri homozigote pentru genele letale. Embrionii purtători mor înainte de naştere. După naştere, între fenotipul cu genă letală şi cel normal se manifestă raportul de 2 : 1, dacă gena este dominantă, şi nu de 3 : 1 prin pierderea homozigoţilor pentru această genă reprezentînd 0,25 din întregul efectiv. Heterozigoţii sînt de obicei viabili ajungînd să se reproducă.

4. Această etapă afectează indivizii juvenili. Selecţia juvenililor se realizează de obicei prin concurenţă intraspecifică, dată fiind densitatea ridicată a indivizilor în primele faze de existenţă (după eclozare). Acestui factor de selecţie i se adaugă un prădătorism intens, datorită dimensiunilor reduse ale juvenililor faţă de adulţi fapt care face să existe o gamă mai largă de prădători pentru juvenili; unii dintre ei nu afectează formele mature.

În jurul anului 1930 a fost elaborată *teoria matematică a selecţiei* datorată lui R. A. Fischer, J. B. Haldone, Sewall Wright, D. S. Falconer şi alţii. Ideea fundamentală constă în faptul că proporţia fenotipilor avantajaţi de selecţie se menţine aceeaşi de la părinţi la urmaşi, în timp ce proporţia fenotipilor dezavantajaţi scade. Proporţia de indivizi care se pierde în interval de o generaţie pentru fenotipurile dezavantajate, este cunoscută sub numele de *coeficient de selecţie* (notat cu „s").

Dacă ne vom referi de exemplu la un model simplificat al unei populaţii formată din trei genotipuri prin combinaţia a două alele (A_1 şi A_2), trebuie să precizăm cîteva noţiuni, pentru a înţelege schimbările cantitative pe care le provoacă acţiunea selecţiei asupra alelelor.

Dacă p^2, $2pq$ şi q^2 este frecvenţa genotipurilor A_1A_1, A_1A_2 şi A_2A_2 în cazul în care nu acţionează selecţia, atunci, în funcţie de manifestarea fenotipică şi de valoarea adaptativă a fiecărui fenotip, selecţia va înlătura în descendenţă un număr proporţional de indivizi. Prin urmare, proporţiile citate între genotipuri vor fi schimbate.

Scanned with OKEN Scanner

Presupunînd că alela A_1 este dominantă, alela A_2 recesivă, cele trei genotipuri posibile se vor manifesta prin două fenotipuri: $(A_1A_1+A_1A_2)$ și A_2A_2. Să considerăm că indivizii primului fenotip (fenotipul alelei A_1) vor da naștere proporțional la mai mulți descendenți, sau aceștia vor ajunge în proporție mai mare la reproducere decît descendenții fenotipului al doilea. Aceasta înseamnă că primul fenotip prezintă un avantaj adaptativ față de cel de-al doilea. Cantitativ se poate nota faptul că la W_0 descendenți ai primului fenotip se întîlnesc numai W_1 pentru cel de-al doilea, W_1 fiind deci mai mic decît W_0. Cei doi indici W_0 și W_1 pot fi deci socotiți ca *valori adaptative* specifice celor două fenotipuri. Sigur că pentru mai multă siguranță, este bine să testăm dacă valorile adaptative ale genotipurilor A_1A_1 și A_1A_2, care împreună formează primul fenotip, sînt egale sau diferă nesemnificativ. Se înțelege deci că W_0 și W_1 sînt niște valori adaptative absolute, oglindind mărimea populației studiate și variind odată cu aceasta. Pentru estimări ulterioare se ia drept etalon de comparare valoarea adaptativă cea mai mare. În exemplul citat am presupus că W_0 este mai mare ca W_1. Etalonul fiind W_0, valoarea adaptativă a fenotipului alelei A_1 va fi $W_0/W_0=1$, în timp ce fenotipul alelei A_2 va avea o valoare subunitară adică $W_1/W_0=(1-s)$. Raporturile citate, comparînd valoarea adaptativă a fiecărui fenotip (adică genotip sau grup de genotipuri) față de valoarea adaptativă cea mai mare, sînt cunoscute și sub numele de *capacitate genotipică*. Capacitatea genotipilor A_1A_1 și A_1A_2 este aceeași fiind egală cu unitatea. În același timp capacitatea genotipului A_2A_2 este mai mică cu s indicînd o pierdere proporțională de indivizi în fiecare generație în raport cu celelalte două genotipuri care nu suferă pierderi. Prin urmare pentru A_1A_1 și A_1A_2 $s=0$, în timp ce pentru A_2A_2 $s>0$. Prin s se notează *coeficientul de selecție* care este deci specific fiecărui genotip exprimînd pierderea proporțională de indivizi pentru genotipurile dezavantajate de selecție în raport cu un individ al genotipului avantajat. În timp ce capacitatea genotipului exprimă probabilitatea ca acesta să contribuie la formarea generației următoare, coeficientul de selecție reflectă probabilitatea ca acesta să nu contribuie la formarea generației următoare. Cu alte cuvinte capacitatea genotipică și coeficientul de selecție pentru același genotip implică valori complementare, suma lor fiind egală cu unitatea.

Coeficienții citați indică faptul că frecvențele inițiale p^2, $2pq$ și q^2 ale celor trei genotipuri se modifică după o generație. Deci produsul între valorile frecvenței inițiale și capacității fiecărui genotip permite a se afla mărimea acestor frecvențe după acțiunea selecției într-o generație. Produsul citat

Scanned with OKEN Scanner

este denumit *contribuția gametică*. Contribuția gametică a fiecărui genotip nu exprimă însă frecvența acestuia în generația următoare, dat fiind că suma contribuțiilor gametice ale celor trei genotipuri nu mai este egală cu 100% sau 1. Suma acestora, notată cu $\overline{W}$, este egală cu unu minus pierderile proporționale din fiecare genotip. Pentru cazul citat, cînd fenotipul al doilea prezintă pierderi de indivizi în proporție de $q^2 W_1/W_0$ în timp ce primul fenotip rămîne egal cu p^2+2pq. Deci $\overline{W}$ va fi egal cu:

$$\overline{W}=p^2+2pq+q^2\cdot\frac{W_1}{W_0} \qquad \frac{W_1}{W_0}=1-s$$

$$\overline{W}=p^2+2pq+q^2-sq^2$$

$$\overline{W}=(p+q)^2-sq^2 \qquad p+q=1$$

$$\overline{W}=1-sq^2$$

Deci, pentru a afla frecvențele genotipurilor în noua generație este necesar să efectuăm transformarea proporțională a contribuției gametice pentru fiecare genotip, încît suma lor să reprezinte unitatea. Această transformare se realizează prin regula de trei simple. De exemplu frecvența genotipului A_1A_1 după acțiunea selecției timp de o generație va fi egală cu p^2 la un total al frecvențelor de W. Dar la un total al frecvențelor egal cu unitatea care va fi frecvența lui A_1A_1? Adică:

$$\begin{array}{l} p^2 \ldots \overline{W} \\ x \ldots 1 \end{array} \qquad x=p^2\cdot\frac{1}{\overline{W}}$$

Cu alte cuvinte, deși frecvența genotipului A_1A_1 aparent nu s-a schimbat, după acțiunea selecției, genotipul (respectiv fenotipul) fiind avantajat, ea s-a modificat totuși prin micșorarea frecvenței genotipului (fenotipului) dezavantajat. De fapt p^2, după acțiunea selecției naturale nu mai este frecvența genotipului A_1A_1, ci numai contribuția lui gametică, așa cum rezultă din cele prezentate. Aceasta pentru că valoarea adaptativă a genotipului fiind $W_0/W_0=1$, $1\times p^2=p^2$.

Scanned with OKEN Scanner

Deci frecvențele fiecărui genotip, după o generație de acțiune a selecției naturale sînt egale cu contribuția gametică a acestora de împărțit la $\overline{W}$. Adică, pentru exemplul citat:

A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	$\overline{W}$
$\frac{p^2}{\overline{W}}$	$\frac{2pq}{\overline{W}}$	$\frac{(1-s)q^2}{\overline{W}}$	$1-sq^2$

$\overline{W}$ este suma contribuțiilor gametice ale genotipurilor, iar contribuția gametică a unui genotip este produsul între frecvența lui inițială și capacitatea sa.

Deci, pentru cazul citat, în noua generație, gena A_2 va avea următoarea frecvență:

$$q_1=\frac{pq+(1-s)q^2}{1-sq^2};$$ știind că $p=1-q$, urmează:

$$q_1=\frac{(1-q)q+q^2-sq^2}{1-sq^2}$$

$$q_1=\frac{q-sq^2}{1-sq^2}$$

Pe baza acestui rezultat se poate ușor calcula modificarea (Δq) pe care o produce în fiecare generație selecția asupra genei A_2:

$$\Delta q=q_1-q_0$$

$$\Delta q=\frac{q-sq^2}{1-sq^2}-q$$

$$\Delta q=\frac{q-sq^2-q+sq^3}{1-sq^2}$$

$$\Delta q=\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$$

Adică selecția elimină în fiecare generație o cantitate de indivizi purtători ai genei A_2 proporțională cu frecvența inițială a genei și coeficientul de selecție al fenotipului dezavantajat. Dependența citată a modificărilor (Δq) se poate observa în figura 17 a în care am redat schimbarea frecvenței

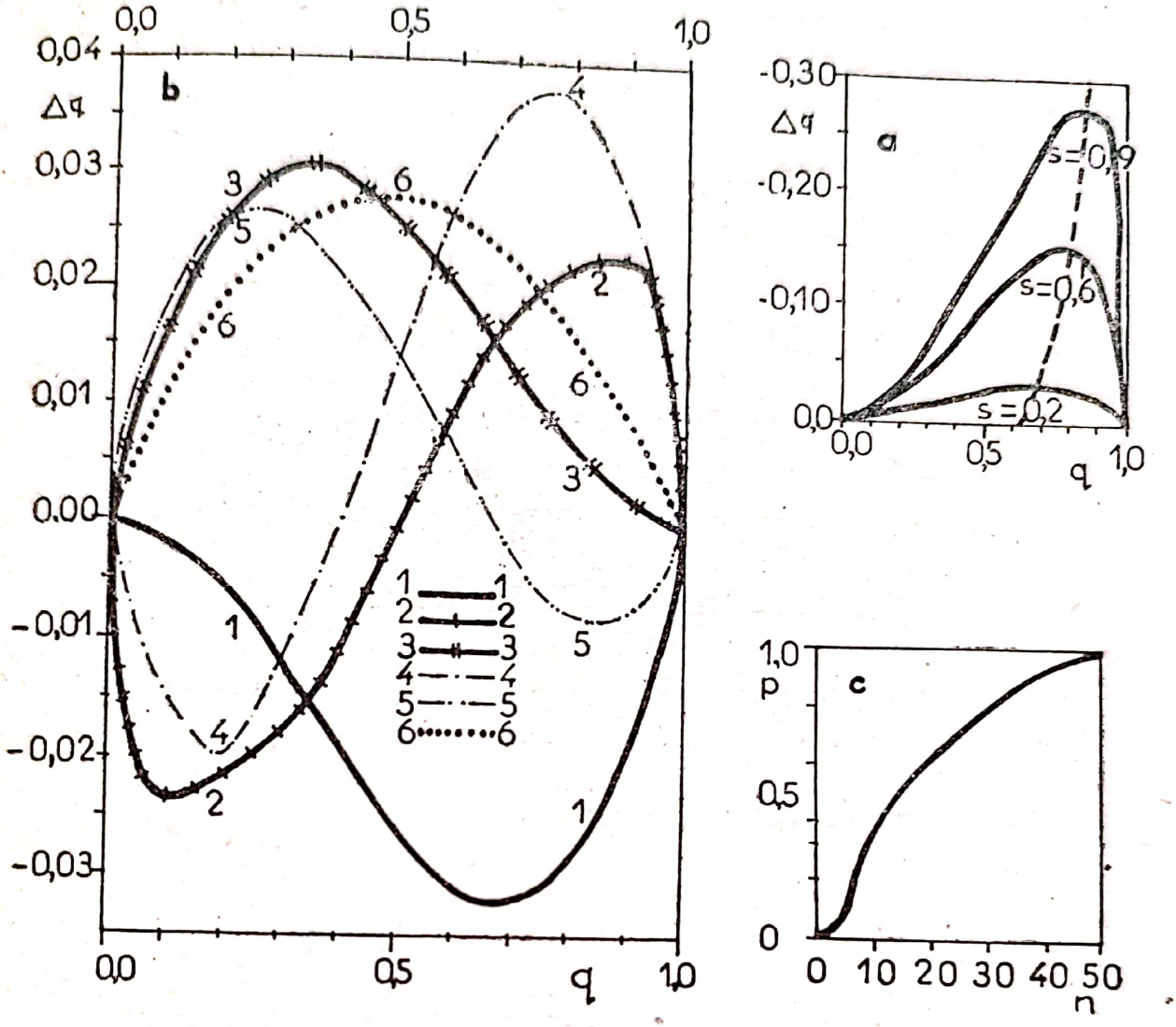


Fig. 17. — Selecţia naturală; **a** — eficienţa diferită în funcţie de frecvenţa iniţială a alelei A_2 (q) şi coeficientul de selecţie (*s*) pentru cazul eliminării homozigoţilor recesivi (cazul 1); **b** — cele şase cazuri de acţiune a selecţiei luînd $s=0,2$; $s_1=0,2$ şi $s_2=0,1$; **c** — evoluţia frecvenţei genei Carbonaria (*p*) timp de 50 de generaţii (n=50) la *Biston betularia* din pădurile poluate aşa cum rezultă din modelarea de tip RaMCo (original).

alelei A_2 cînd selecţia acţionează împotriva indivizilor purtători cu coeficienţi de 0,2, 0,6 şi 0,9 în funcţie de frecvenţa iniţială a alelei între 0 şi 1.

În exemplul analizat s-a presupus cazul dominanţei alelei A_1, selecţia acţionînd în favoarea indivizilor purtători. Analiza acestui caz a permis să se evidenţieze faptul că teoria matematică a selecţiei impune o serie de coeficienţi ca: valoarea adaptativă (capacitatea genotipică), coeficientul de

selecție, contribuția gametică. Pe baza acestora s-au putut defini modificările pe care le suferă frecvența alelei A_2 după o generație de activitate a selecției împotriva indivizilor purtători. Ne putem întreba cum se modifică după n generații frecvența alelei A_2? Dacă luăm pentru ușurința calculului $s=1$ (adică o genă letală recesivă cu valoare adaptativă zero), și introducem această valoare în ecuația pentru calculul lui q_1, se obține:

$$q_1=\frac{q-sq^2}{1-sq^2}=\frac{q-q^2}{1-q^2}=\frac{q(1-q)}{(1+q)(1-q)}=\frac{q}{1+q}$$

Procedînd apoi la calculul lui q_2 se obține:

$$q_2=\frac{q}{1+2q}$$

Deci, q_n va fi egal cu:

$$q_n=\frac{q}{1+nq_n}$$

În acest caz ecuația lui n este:

$$n=\frac{q-q_n}{qq_n}$$

în care q este frecvența alelei A_2 în generația zero, q_n în generația n. Pe această bază și pentru cazul citat se poate calcula numărul de generații necesar evoluției unei specii pentru atingerea unei valori q_n selecția acționînd prin eliminarea totală a homozigotului recesiv. D. S. Falconer prezintă un exemplu interesant privind evoluția unei alele cu o frecvență scăzută: $q=1/141$. Acesta este cazul indivizilor umani posesori ai genei pentru albinism care implică o lipsă a pigmenților din epidermă și o oarecare sensibilitate la radiațiile solare ca și alte defecțiuni minore. Dacă indivizii homozigoți și-ar propune să nu se căsătorească pentru a reduce la jumătate frecvența alelei în populațiile umane, socotind că o generație umană are o durată de 50 de ani ar fi necesari 2 950 de ani pentru ca homozigoții de la unu la douăzeci de mii să ajungă unu la patruzeci de mii de oameni normali. Evident efortul ar fi inutil.

Exemplul citat de Falconer ilustrează slaba eficiență a selecției împotriva alelelor recesive cu frecvențe foarte scăzute.

Scanned with OKEN Scanner

Cazul acţiunii selecţiei împotriva homozigoţilor recesivi, pe care l-am analizat pînă acum reprezintă o situaţie particulară, o variantă din toate cele posibile în care selecţia acţionează împotriva unuia sau mai multor genotipuri pe care îi sesizează sub formă fenotipică. Ne putem întreba deci cîte cazuri de acţiune a selecţiei se pot depista în natură.

După W. Stahl, D. Rasch, R. Šiler şi J. Váchal (1974) se pare că se pot identifica şase cazuri de acţiune ale selecţiei naturale (a se vedea tabelul nr. 2).

După cum se poate observa cele şase cazuri din tabel sînt identificate pe baza înregistrării capacităţii genotipilor în combinaţii diferite de valori. Primele trei sînt datorate acţiunii selecţiei asupra cîte unuia din cele trei genotipuri, iar celelalte trei prin acţiunea diferenţiată ($s_1 \neq s_2$) asupra a cîte două genotipuri, de fiecare dată selecţia identificînd fenotipic genotipul.

1. Primul caz a fost analizat mai sus. Selecţia lucrează împotriva homozigoţilor recesivi reducînd treptat frecvenţa q a alelei A_2. Populaţia nu atinge un echilibru genetic în urma acestei acţiuni decît cînd alela recesivă este total eliminată iar $q=0$. Genotipul homozigot dominant (A_1A_1) şi heterozigot (A_1A_2) sînt asemănători fenotipic avînd capacitatea egală cu unitatea.

2. Cazul al doilea este caracterizat prin acţiunea selecţiei împotriva heterozigoţilor, lipsind fenomenul de dominanţă. Populaţia poate atinge starea de echilibru cînd $p=q=0,5$, ajungînd să fie reprezentată în cea mai mare parte din indivizi homozigoţi, heterozigoţii fiind eliminaţi în mod continuu de selecţie.

3. În cazul al treilea selecţia acţionează asupra homozigoţilor A_1A_1, identificaţi de obicei fenotipic prin lipsa fenomenului de dominanţă. Echilibrul este atins cînd alela este eliminată: $p=0$.

4. Cazul al patrulea se manifestă la lipsa dominanţei vreunei alele selecţia eliminînd cu intensităţi diferite homozigoţii A_2A_2 şi heterozigoţii Populaţia ajunge în urma acestor modificări la un echilibru genetic cînd $s_1/s_2=q/(p-q)$.

5. Cel de-al cincilea caz se desfăşoară în condiţiile superdominanţei, heterozigotul înregistrînd capacitatea genotipică maximă în timp ce homozigoţii sînt eliminaţi diferenţiat. Populaţia se echilibrează genetic cînd $s_1/s_2=q/p$. Un exemplu a fost citat în prima parte a capitolului în legătură cu polimorfismul echilibrat de la *Drosophila pseudoobscura* cu genotipurile: *ST/ST*, $s_1=0,3$; *ST/CH* $s=1$; *CH/CH*, $s_2=0,6$. Selecţia menţine un poli-

Modificările produse asupra frecvenţei genelor într-o naturale după o generaţie (*după W. Stahl, D. Rasch, R. Šil-*

Cazul	Capacitatea genotipică			Frecvenţa genelor
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	$p_1(A_1)$
nr. 1	1	1	$1-s$	$\frac{P}{1-sq^2}$
nr. 2	1	$1-s$	1	$\frac{p-pq^3}{1-2pqs}$
nr. 3	$1-s$	1	1	$\frac{p-sp^2}{1-sp^2}$
nr. 4	1	$1-s_1$	$1-s_2$	$\frac{p-pqs_1}{1-2pqs_1-q^2s^2}$
nr. 5	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$\frac{p-p^2s_1}{1-s_1p^2-s_2q^2}$
nr. 6	$1-s_1$	$1-s_2$	1	$\frac{p-p^2s_1-pqs_2}{1-s_1p^2-2s_2pq}$

Tabelul nr. 2.

populaţie de către cele şase cazuri de acţiune a selecţiei
er şi J. Váchal, 1974, cu modificări şi completări).

după o generaţie	Modificarea frecvenţei genelor pe generaţie	
$q_1(A_2)$	Δp	Δq
$\frac{q-sq^2}{1-sq^2}$	$+\frac{pq^2s}{1-sq^2}$	$-\frac{pq^2s}{1-sq^2}$
$\frac{q-pqs}{1-2pqs}$	$-\frac{pqs(q-p)}{1-2pqs}$	$-\frac{pqs(p-q)}{1-2pqs}$
$\frac{q}{1-sp^2}$	$-\frac{p^2qs}{1-sq^2}$	$+\frac{p^2qs}{1-sq^2}$
$\frac{q-pqs_1-q^2s_2}{1-2pqs_1-q^2s_2}$	$-\frac{pqs_1(q-p)-pq^2s_2}{1-2pqs_1-q^2s_2}$	$-\frac{pqs_1(p-q)-pq^2s_2}{1-2pqs_1-q^2s_2}$
$\frac{q-q^2s_2}{1-s_1p^2-s_2q^2}$	$-\frac{p^2qs_1+pq^2s_2}{1-s_1p^2-s_2q^2}$	$+\frac{p^2qs_1-pq^2s_2}{1-s_1p^2-s_2q^2}$
$\frac{q-pqs_2}{1-s_1p^2-2s_2pq}$	$-\frac{p^2qs_1+pqs_2(q-p)}{1-s_1p^2-2s_2pq}$	$+\frac{p^2qs_1-pqs_2(p-q)}{1-s_1p^2-2s_2pq}$

Scanned with OKEN Scanner

morfism echilibrat pentru frecvențele $p=0,66\ldots$ și $q=0,33\ldots$ În adevăr se poate constata că $0,3/0,6=1/2=0,33/0,66$.

6. În sfîrșit, cazul ultim se manifestă în cel puțin două situații, în ambele echilibrul fiind atins la eliminarea completă a alelei $A_1(p=0)$. Atunci cînd se manifestă fenomenul de dominanță, eliminarea ei se realizează în mod egal prin homozigoții A_1A_1, și heterozigoți, coeficienții de selecție fiind egali. Selecția lucrează, în această situație, cu maxim de intensitate cînd frecvența alelei este medie. În situația în care lipsește fenomenul de dominanță, homozigoții A_1A_1 și heterozigoții sînt eliminați cu intensități diferite, putîndu-se înregistra doi coeficienți de selecție. De obicei coeficientul de selecție pentru homozigotul $A_1A_1(s_1)$ este mai mare decît cel al heterozigotului (s_2). Indiferent de această relație selecția va acționa cu maxim de intensitate împotriva alelei A_1 în situația în care $p=|s_2/2s_2-s_1|$.

Tot în tabelul nr. 2 prezentăm frecvențele genelor A_1 și A_2 pentru cele șase cazuri de acțiune a selecției după o generație precum și modificările specifice produse de selecție după o perioadă de timp identică.

Ecuațiile frecvențelor alelelor A_1 și A_2 după o generație pentru fiecare caz în parte sînt forme particulare ale unei ecuații generale în care se consideră că cele trei genotipuri au capacități diferite: $A_1A_1=1-s_1$; $A_1A_2=1-s_2$ și $A_2A_2=1-s_3$. Ecuația generală a fost calculată de către Novak (1965) pentru frecvența p_1 a alelei A_1 după o generație de acțiune a selecției; din ea se poate obține și ecuația q_1 a alelei A_2 după o generație de acțiune a selecției înlocuind $p=1-q$. Ecuația lui Novak este:

$$p_1=\frac{p^2(s_2-s_1)+p(1-s_2)}{p^2(2s_2-s_1-s_3)+2p(s_3-s_2)+1-s_3}$$

Cu excepția cazurilor unu, trei și șase, selecția tinde să realizeze echilibre stabile între alelele existente. Acest echilibru este o expresie a adaptării populației la condițiile specifice de selecție. Adaptarea citată, cunoscută sub numele de *polimorfism echilibrat*, a fost prezentată în capitolul: „Variabilitatea și evoluția". Însăși tendința de eliminare totală a unei alele, caracteristică tipului de selecție unu, trei și șase, înseamnă drumul către un echilibru stabil. Acesta însă este opus polimorfismului, fiind reprezentat de homozigoție (consangvinizare).

În figura 17 **b** au fost reprezentate modificările frecvenței alelei A_2 în interval de o generație (Δq) produse de acțiunea selecției naturale în cele șase cazuri posibile. Exemplificarea s-a făcut pentru $s=0,2$ sau $s_1=0,2$

și $s_2=0,1$, valori care se pare că sînt frecvente în natură, așa cum arată Dobzhansky, Falconer, Mettler și Gregg etc. Pe baza acestor grafice se poate aprecia situația cînd se realizează o eficiență maximă pentru selecția naturală. Din figura 17 b, se observă că maximum de eficiență pentru selecție este în legătură cu proporția dintre frecvențele alelelor și cu coeficientul sau coeficienții de selecție. Astfel în primul caz al acțiunii selecției modificarea cu maximă intensitate a frecvențelor alelelor se realizează în situația cînd valoarea lui q este mai mare ca p cu de două ori coeficientul de selecție. Adică: $q=2s+p$. Pentru al doilea caz se obțin două maxime de eficiență, unul în zona valorilor negative, altul în zona celor pozitive. Ambele variante se înregistrează cînd p este mai mare decît q cu $4s$. În cel de-al treilea caz eficiența maximă apare cînd p este mai mare decît q cu $1,5s$. Pentru cazul al patrulea se obțin două situații de eficiență maximă, ținînd seama că $s_1=2s_2$; cînd p este egal cu două zecimi din produsul $qs_1(p_1=0,2s_1q_1)$ sau cu trei zecimi din produsul $qs_1(p_2=0,3s_2q_2)$. Prima valoare se înscrie în zona negativă, cea de-a doua în cea pozitivă a valorilor lui Δq. În cazul al cincilea, păstrînd aceleași proporții între s_1 și s_2 se obțin tot două situații de maximă eficiență, prima pentru Δq cu valoare pozitivă, cea de-a doua pentru Δq negativ. Primul maxim se înregistrează pentru situația cînd p este egal cu q plus $2,5s_1/s_2$, iar al doilea pentru p egal cu q plus $3,5s_1/s_2$. În ultimul caz se manifestă, așa cum am arătat, o eficiență maximă de acțiune a selecției la frecvența $p=|s_2/2s_2-s_1|$, cînd se înregistrează doi coeficienți de selecție (cazul lipsei dominanței) și la frecvența $p=q$, cînd nu se manifestă fenomenul de dominanți.

Modelarea matematică a diferitelor variante ale acțiunii selecției naturale, a permis cercetătorilor să înțeleagă mai bine și să poată face chiar estimări asupra evoluției unor specii. Astfel selecționatorul de soiuri de plante sau de rase de animale își poate planifica exact întreaga sa activitate.

Modelarea matematică a procesului evolutiv a reprezentat al doilea progres major în biologia teoretică după acceptarea concepției evoluției materiei vii. Dacă în vremea lui Darwin biologii știau că speciile evoluează, astăzi, grație formei cantitative a evoluționismului, se cunoaște și cît anume reprezintă aceste transformări evolutive.

Factorul fundamental evolutiv, selecția naturală, se manifestă în forme foarte diferite. S-au încercat o serie de

Scanned with OKEN Scanner

modalităţi de clasificare a selecţiei naturale, după felul în care acţionează în modificarea variabilităţii unei populaţii.

De exemplu G. G. Simpson (1944) a propus categoriile de selecţie centrifugă, centripetă, lineară şi rezultantă, după gradul de extensie al variabilităţii, cît şi după orientarea procesului.

Clasificarea lui K. Mather şi J. M. Thoday, apărută la începutul deceniului al cincilea al secolului al XX-lea, s-a bucurat însă de o mai largă accepţiune, încît astăzi ea este citată în toate lucrările de specialitate. După aceşti autori există trei tipuri fundamentale de acţiune a selecţiei naturale: cel stabilizator (1), direcţional (2) şi disruptiv (3).

1. *Selecţia stabilizatoare* se manifestă în cazul în care în condiţiile de mediu faţă de care populaţia este în echilibru se păstrează aceeaşi intensitate. Acest tip de selecţie tinde să elimine variantele fenotipice care se îndepărtează mult de medie. În fiecare generaţie fenotipurile îndepărtate apar datorită fie mutaţiei sau migraţiei, fie prin variabilitatea generată de recombinări sau segregare. Pe aceste căi variabilitatea populaţiei tinde să-şi mărească amplitudinea; variaţia tinde să înregistreze valori tot mai ridicate. Media populaţiei nu se schimbă, dar frecvenţa indivizilor cu caractere medii tinde să scadă. Selecţia stabilizatoare acţionează în sens invers restrîngînd variabilitatea prin eliminarea valorilor extreme ale caracterului. În acest fel varianţa scade, populaţia devine mai omogenă, iar frecvenţa valorilor medii creşte. Prin omogenizarea fenotipilor selecţia stabilizatoare reuşeşte uneori să conducă spre starea de homozigoţie.

Unele exemple de selecţie stabilizatoare sînt citate de D. Lack în lucrarea sa: „*The natural regulation of animal numbers*“ („Reglarea naturală a numărului animalelor“ 1954). Se arată că pentru organismele animale, şi mai ales pentru formele evoluate la care părinţii îşi îngrijesc puii, selecţia stabilizează valorile optime ale mărimii descendenţei eliminînd valorile extreme. De exemplu la sturz (*Sturnus vulgaris*), în Elveţia, mortalitatea adulţilor este cu 11% mai mare decît pentru populaţiile din Anglia. Aceasta se datoreşte faptului că în Elveţia numărul mediu de ouă depuse pe

Scanned with OKEN Scanner

fiecare cuplu este aproape şase (5,8) faţă de circa cinci (4,7) în Anglia. Un singur ou în plus (în medie) ridică mult mortalitatea viitorilor adulţi, care în stadiul juvenil fiind mai numeroşi nu se dezvoltă normal din cauza subnutriţiei. Atît în Anglia cît şi în Elveţia numărul adulţilor care rezultă dintr-o pontă este circa 2,2 dat fiind că mortalitatea egalizează diferenţele. Numărul adulţilor provenind din ouăle elveţiene mor 3,6 din 5,8, în timp ce pentru cei ce provin din cuiburile engleze mor 2,5 din 4,7 ouă depuse. Şi la reptile se întîlneşte o situaţie similară deşi nu părinţii îşi hrănesc puii ca la păsări. Astfel, pentru populaţiile de *Lacerta sicula* din Italia, adulţii care provin din ponte mari (24 ouă), mor în proporţie de 40% în timp ce în insule, la o pontă de 11 ouă adulţii mor în proporţie doar de 20%. Pe de altă parte, în toate cazurile pontele prea mici, deşi permit o dezvoltare normală a indivizilor eclozaţi, în condiţiile unei hrane suficiente, pericliteazā existenţa populaţiei în biotop prin presiunea selectivă a factorilor ecologici: concurenţă, prădătorism.

Condiţiile de mediu sînt însă extrem de variate. C. M. Perrins (1965) exemplifică acest fapt prin populaţia de piţigoi mare (*Parus major*) din pădurea Marley de lîngă Oxford. Biocenoza studiată se afla într-un stadiu de echilibru dinamic, populaţiile fiind echilibrate numeric. În circa cincisprezece ani de investigaţii, Perrins constată o corelaţie negativă între cantitatea de hrană (omizi) şi numărul de piţigoi. Astfel, dacă ponta este de opt ouă, fiecare individ va dispune de odată şi jumătate mai multă hrană decît dacă ponta este formată din 12 ouă. D. Lack constată că ponta piţigoiului mare deşi în Olanda poate cuprinde între 5 şi 15 ouă, numărul de 7—8 este întîlnit cel mai frecvent, fiind optim, selecţia stabilizatoare înlăturînd prin subnutriţie indivizii proveniţi din ponte mai mari. Indivizii proveniţi din ponte prea mici sînt eliminaţi treptat datorită conlucrării ratei scăzute a natalităţii şi presiunii factorilor ecologici (concurenţă inter şi intraspecifică şi prădătorism).

Desigur că valorile medii pe care le impune selecţia stabilizatoare diferă în funcţie de condiţiile concrete de mediu.

Scanned with OKEN Scanner

Astfel, pentru măcăleandru (*Erithacus rubecula*), D. Lack arată că numărul optim de ouă pe cuib diferă cu latitudinea și tipul de climat. În Africa de Nord numărul optim este de 4, pentru ca în Europa centrală (inclusiv țara noastră) să fie de 6, în raport cu Europa vestică, tot din zona temperată dar cu un climat oceanic, unde este între 5 și 6.

2. *Selecția direcțională* se manifestă în legătură cu modificarea treptată, *într-o direcție*, a caracteristicilor optime pentru indivizii unei populații. Exemplul citat de D. Lack asupra numărului optim de ouă pentru un cuib de măcăleandru poate sugera acțiunea direcțională a selecției. Dacă se urmărește în timp schimbarea climei se obține același efect ca în cazul citat al modificării treptate în spațiu a condițiilor citate. S-a observat de asemeni că în zona temperată o creștere a aridității și a exceselor termice, specifice climatului continental față de cel de influență oceanică acționează ca factor de selecție direcțională stabilind un număr optim de ouă pe cuib la valori mai ridicate pentru specia citată. Optimum se modifică treptat către valori mai mari odată cu îndepărtarea de ocean. De exemplu în Anglia, optimul este de 5,1, pe coasta franco-belgiană între 5,6 și 5,8, în Germania, Elveția, Austria — 5,9, iar în interiorul arcului format de Alpi și Carpați cuprinzînd zona ungurească și românească, numărul optim este de 6. Astfel de modificări acționează deci ca factori de selecție diferențiați într-un anumit sens.

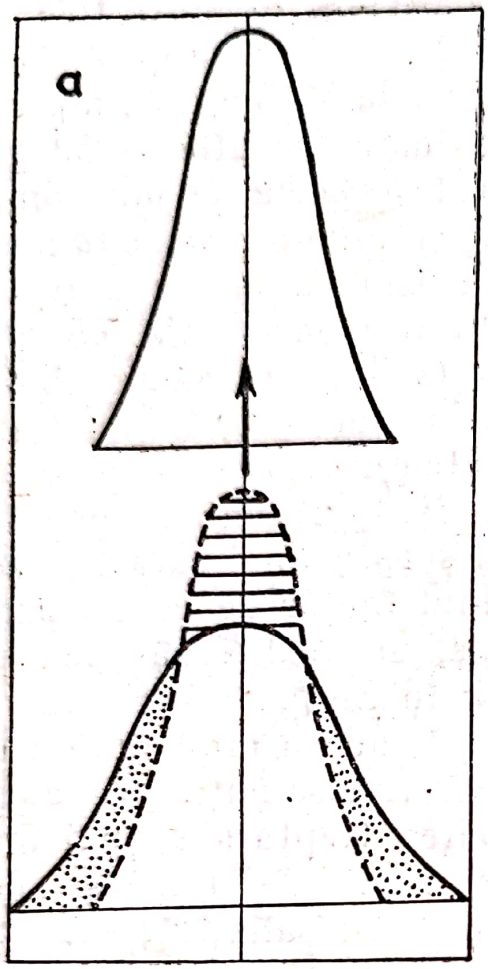
Un interesant și complex experiment în ceea ce privește selecția direcțională l-a realizat natura prin adaptarea animalelor marine în mediul salmastru (ape sălcii cu salinități mai mici de 30 g‰.). Marea Neagră, de exemplu, prezintă o scădere gradată a salinității de la circa 20 g‰ din zona Bosforului pînă la 1—2 g‰ în golful Odesei. Populațiile de plante și animale care se succed dinspre sud spre nord pe platforma litorală vestică a bazinului sînt astfel supuse acțiunii unei selecții direcționale supraviețuind preferențial în direcția citată forme cu capacitatea de a tolera salinități tot mai scăzute. Datele sînt foarte numeroase. De exemplu E. Pora (1961) a constatat faptul că populațiile de

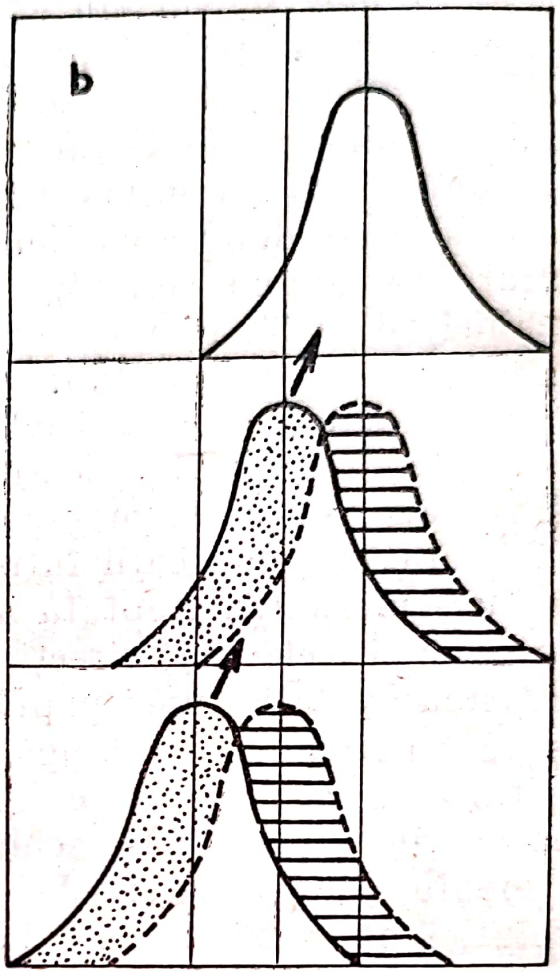
Scanned with OKEN Scanner

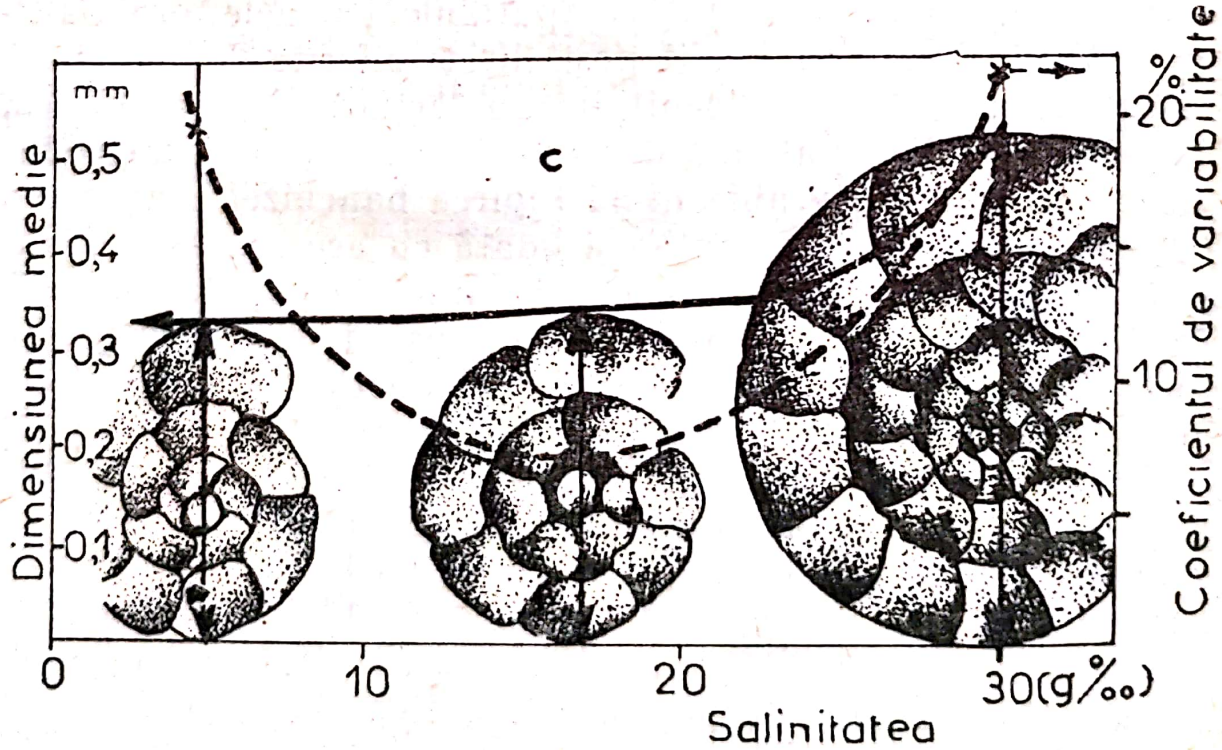
crevetă *Leander squilla* din Marea Neagră prezintă toleranțe optime diferite pentru salinitate: 12 g‰ în fața gurii Sulina a Dunării, 17 g‰ la Agigea, 23 g‰ la Varna, în timp ce în golful Napoli (în Mediterana) optimum se află la 32 g‰. La rîndul nostru am observat faptul că specia cea mai comună de foraminifere din Marea Neagră, și anume *Ammonia tepida*, prezintă în laguna Golovița dimensiunea medie a testului (cochiliei) de 0,33 mm (la o salinitate medie de 5,5 g‰), la Eforie (—42 m) de 0,34 mm (salinitate medie fiind de 17 g‰) în timp ce în Adriatica la Rimini 0,52 mm (salinitate medie 30 g‰) (fig. 18, **a**). Datele înregistrate de cercetătorii români în acest domeniu sînt însă extrem de numeroase.

Cercetarea modificării într-un sens a unui caracter, corelată cu schimbarea treptată a unui factor de mediu pentru evidențierea selecției direcționale, se realizează greu prin urmărirea evoluției unei populații în timp, deoarece este implicată o perioadă prea lungă, depășind cu mult durata unei generații umane. Rezultate comparative se obțin prin analiza modificărilor produse de schimbarea treptată a unui factor de mediu asupra diferitelor populații ale aceleiași specii. Evoluției organismelor din bazinele cu salinitate scăzută o precizare importantă o aduce geologia. De exemplu, deși astăzi înregistrează salinități comparabile, bazinele Mării Baltice și Mării Negre au oferit posibilități diferite de evoluție a populațiilor care le-au locuit în era terțiară. Marea Baltică, transformată în uscat în a doua parte a terțiarului, a devenit un lac cu apă dulce abia după topirea banchizei cuaternare. Ulterior s-a salinizat treptat și odată cu aceasta au pătruns și imigranți din Marea Nordului care i-au populat bazinul. În Marea Neagră au supraviețuit însă forme marine din terțiar care au fost supuse acțiunii selecției direcționale odată cu îndulcirea bazinului din a doua parte a terțiarului superior (neogen). Cînd în cuaternar s-a produs intrarea apelor sărate ale Mediteranei în bazinul pontic, supraviețuitorii terțiari au suferit o schimbare inversă de acțiune a selecției direcționale: către valori mai ridicate ale salinității. Odată cu stabilirea acestor legături între Mediterana și bazinul pontic s-au produs și imigrări repetate de populații mediteraneene pentru care

Scanned with OKEN Scanner







Scanned with OKEN Scanner

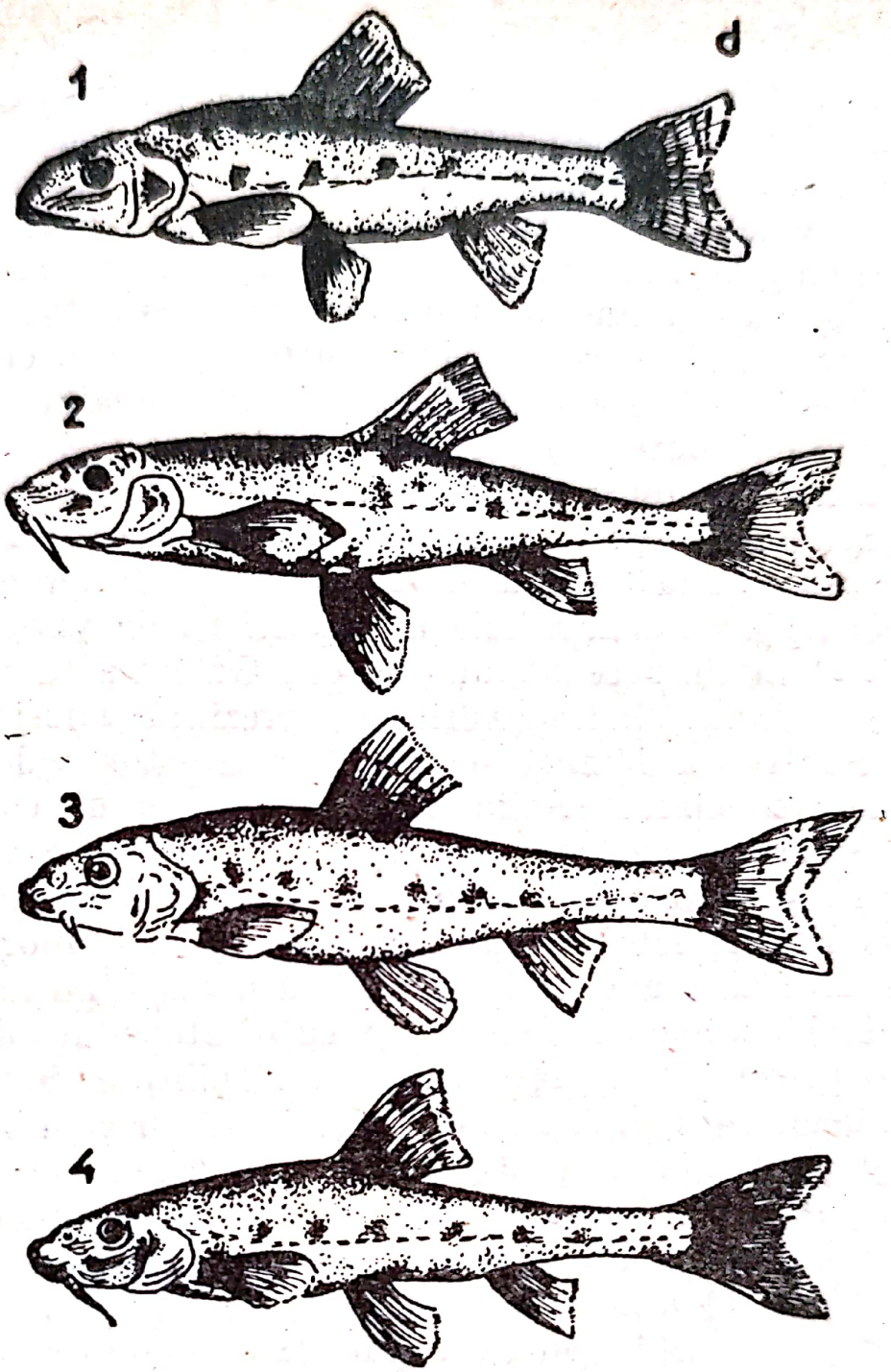


Fig. 18. — Acțiunea selecției naturale: **a** — tipul stabilizator; **b** — tipul direcțional (tipul disruptiv este prezentat în fig. 10): punctat — fenotipuri eliminate de selecție, hașurat — fenotipuri păstrate suplimentar; **c** — Exemplu de acțiune a selecției direcționale (schimbarea salinității mediului) asupra dimensiunii indivizilor de *Ammonia tepida*, specie de foraminifer; **d** — Exemplu de speciație ca urmare a acțiunii selecției disruptive: 1 — *Gobio gobio*; 2 — *Gobio* (*Rheogobio*) *uranoscopus*; 3 — *Gobio* (*Romanogobio*) *albipinatus*; 4 — *Gobio* (*Romanogobio*) *kessleri* (**c** — după M. Tufescu, 1974, **d** — după P. Bănărescu, 1964).

Scanned with OKEN Scanner

însă selecţia direcţională a acţionat invers, permiţînd supravieţuirea formelor cu capacitate de toleranţă optimă la valori mai scăzute ale salinităţii. Situaţia se complică şi mai mult pentru speciile la care au existat populaţii relicte şi s-au produs şi imigraţii. În zonele de amestec, populaţiile rezultate prezintă o amplitudine de variabilitate neaşteptat de restrînsă. Aceasta din cauză că atît dintre imigranţi, cît şi din formele relicte, selecţia a oprit genotipurile capabile să tolereze mediul impropriu ambelor al zonei de amestec. Populaţia rezultată a fost supusă (din cauza condiţiilor greu tolerate) la acţiunea foarte aspră a selecţiei stabilizatoare. Aceasta este probabil explicaţia pentru care populaţia foraminiferului *Ammonia tepida* are la Eforie un coeficient de variabilitate mic (7,6%) în timp ce populaţiile din Golovița (Complexul Razelm) şi de la Rimini (Adriatica) prezintă valori ridicate (20%). Pentru a lămuri semnificaţia acestor valori este necesară o precizare suplimentară. Cazul unui coeficient scăzut de variabilitate reflectă un amestec recent. S-ar putea presupune, de exemplu, că populaţia de *Ammonia tepida* din zona Eforiei este la limita sudică a populaţiilor relicte şi la cea nordică a unor imigranţi recenţi, dat fiind faptul că selecţia stabilizatoare lucrează încă cu o intensitate deosebit de mare permiţînd un spectru de variabilitate de trei ori mai mic decît normal. Această explicaţie este necesară pentru că însăşi populaţia de la Golovița şi în genere populaţiile dintre capul Midia şi gura Sulinei sînt amestecuri între forme relicte şi imigranţi din epocile geologice mai noi. Selecţia direcţională şi apoi selecţia stabilizatoare au reuşit însă să reţină genotipuri apte pentru condiţiile de mediu respective, încît în momentul actual prima formă de selecţie nu se mai manifestă (media optimă este atinsă), iar a doua prezintă o intensitate scăzută. Ar fi imposibil să prezentăm în cîteva cuvinte modificările suferite de formele terţiare care au supravieţuit în bazinul pontic procesului îndulcirii apelor, apoi al resalinizării şi valurilor de imigranţi atît mediteraneeni şi arctici, cît şi invaziei, în perioadele de îndulcire, a faunei dulci *eurihaline*. În lucrarea *Die Biologie des Brackwassers* („Biologia apelor salmastre", 1971), Adolf Remane şi Carl

Scanned with OKEN Scanner

Schlieper prezintă o sinteză strălucită asupra rezultatelor cercetărilor românești fără de care ne-ar fi greu să ne orientăm în acest vast domeniu din cauza numărului mare de lucrări. Speciile relicte din Marea Neagră se întîlnesc mai ales în grupul viermilor policheți, al moluștelor (bivalvele din familia *Adacnidae*, iar dintre gasteropode, familia *Micromelaniidae*) al crustaceelor și peștilor (cunoscutul exemplu al sturionilor nu este singurul). În ceea ce privește viermii policheți, un caz spectaculos de acțiune a selecției direcționale este întîlnit în familia *Ampharetidae* pentru două specii: *Hypaniola Kowalewskii* și *Parahypania invalida*. Toleranța pentru salinitate s-a modificat într-atît la aceste specii inițial marine încît ele au fost descoperite în apele dulci ale Dunării de către C. Motăș și M. Băcescu (1938). Dintre crustacee S. Cărăușu (1943) a identificat faptul că 38 de specii și subspecii sînt endemice provenite probabil pe calea acțiunii selecției disruptive și direcționale din vechile populații terțiare ale bazinului *Paratethys* (bazinul Mării Negre, Caspice și Aral). M. Băcescu (1940, 1966) arată că dintre crustacee *Mysidae* circa 20 de specii sînt relicte. Același autor (1951) indică aproximativ același număr pentru crustaceele *Cumaceae*, speciile relicte aparținînd familiei *Pseudocumidae*. Este interesant de remarcat eficiența acțiunii de adaptare a selecției direcționale în cadrul acestui grup; după cum remarcă A. Remane în lucrarea citată, în alte bazine salmastre, ca de exemplu Baltica, cumaceele sînt rare (doar două specii) grupul neavînd capacitatea de-a tolera salinitățile scăzute. Cele prezentate anterior lămuresc aceste diferențe: bazinul Baltic este format recent, în cuaternarul postglaciar, în timp ce bazinul pontic era îndulcit încă din neogenul superior. Perioada de acțiune a selecției direcționale pentru cumaceele pontice a fost deci mult mai lungă permițînd modificările importante semnalate. Din grupul peștilor, în afara sturionilor, relicte și chiar endemisme se citează între *Gobiidae* și *Clupeidae*.

3 *Selecția disruptivă* se caracterizează prin eliminarea indivizilor cu caractere medii și supraviețuirea diferențială a celor cu caractere extrem (fig. 10, b). Discontinuitatea care apare este extrem de importantă sub raport evolutiv, ea

Scanned with OKEN Scanner

marcînd izolarea reproductivă a genotipurilor extreme și constituirea de specii noi. *Selecția disruptivă este, deci, mecanismul esențial al divergenței evolutive și al procesului de speciație.* Speciile noi rezultate dintr-o specie ancestrală sînt astfel delimitate între ele, datorită discontinuității genetice, prin lipsa unor indivizi intermediari. În teoria speciei, discontinuitatea genetică este un caracter important între cele zece necesare pentru definirea acesteia fiind cunoscut încă de sistematica clasică a lui Linné sub numele de hiatus morfologic.

Selecția disruptivă se datorează în principal concurenței intraspecifice. Apariția unor specializări ecologice cît de modeste, rezultate prin complexul fenomen mutagen, împarte nișa ecologică între aceste grupe de indivizi. Ei supraviețuiesc preferențial dat fiind că exploatează mai eficient mediul și astfel se dezvoltă numeric prin acțiunea selecției, prezentînd valori adaptative mai mari decît formele nespecializate. Dat fiind apariția și generalizarea treptată a fenotipurilor specializate, cele nespecializate sînt concurate cu succes, în fiecare „compartiment" al mediului în care încearcă o soluție de supraviețuire, formele nespecializate se dovedesc inferioare în raport cu cele specializate. Eficiența lor redusă face imposibilă supraviețuirea. De fapt, după dispariția fenotipurilor care conservă caracterele ancestrale, selecția direcțională elimină încă nenumărate alte fenotipuri cu specializări intermediare, procesul de perfecționare continuînd. După Dobzhansky se pare că durata desfășurării procesului definește o divergență mai slabă sau mai reliefată între unitățile sistematice rezultante. O durată scurtă de acțiune a selecției disruptive, din punct de vedere geologic, permite formarea unor specii noi dintr-o specie strămoșească. Dacă procesul continuă, divergența se adîncește, diferențele marcînd apariția unor genuri sau unități sistematice superioare. Se înțelege de ce Darwin a arătat că diversificarea lumii vii se produce datorită procesului de divergență evolutivă.

În literatura de specialitate sînt cunoscute numeroase cazuri de specii „bune", uneori foarte apropiate ca morfologie a indivizilor, dar avînd specializări diferite, care demonstrează

Scanned with OKEN Scanner

faptul că au provenit dintr-un strămoş comun prin acţiunea divergentă a selecţiei disruptive. Am citat în capitolul „Populaţia şi specia" cazul speciilor gemene care sînt similare prin morfologia indivizilor, dar diferite fiziologic, ecologic, etologic. Petru Bănărescu prezintă o serie de exemple care ilustrează ideea divergenţei pe calea specializărilor ecologice ceea ce practic, după dispariţia formelor intermediare eliminate de către selecţia disruptivă, face ca grupurile de indivizi specializaţi să ajungă izolate reproductiv, formînd fiecare cîte o specie bună. Categoriile majore de specializări ecologice sînt: izolarea de habitat (1) şi izolarea sezonieră (2). 1. Scrumbia de Dunăre (*Alosa pontica*) şi cea de mare (*A. maeotica*), deşi iarna trăiesc împreună în mare, în perioada de reproducere, primăvara, fiecare preferă un alt habitat, scrumbia de Dunăre înaintînd în lungul fluviului, reproducîndu-se deci în apă curgătoare, iar cea de mare preferînd reproducerea în apă stătătoare (complexul Razelm şi zona litorală a Deltei). Un caz similar este citat pentru amfibieni: buhaiul de baltă cu burta de culoare galbenă (*Bombina variegata*) preferă zonele de deal şi de munte în timp ce cel cu burta portocalie (*Bombina bombina*) trăieşte în special la şes. Este interesant însă că deşi se manifestă diferenţe morfologice şi există şi o specializare ecologică cele două specii se interîncrucişează în teritoriile în care coexistă, deşi ele sînt considerate ca specii „bune".

Un exemplu de izolare sezonieră: două specii gemene de amfibieni, broaştele de lac *Rana ridibunda* şi *R. temporaria* se reproduc în perioade diferite: prima în aprilie şi începutul lui mai, a doua spre sfîrşitul acestei luni şi în iunie.

Un exemplu interesant de specializare de habitat a fost identificat de către Petru Bănărescu pentru cele patru specii de peşti din genul *Gobio* care trăiesc în rîurile ţării noastre: *G. gobio*, *G. uranoscopus*, *G. kessleri* şi *G. albipinnatus*.

Speciile preferă fiecare o viteză diferită a curentului de apă. Din această cauză, cele specializate pentru un curent rapid urcă în amonte, pe cursul rîului. Dar, de cele mai multe ori, în acelaşi loc se întîlnesc două sau chiar trei specii. Se pare însă că ele sînt izolate prin faptul că cea care preferă

Scanned with OKEN Scanner

curentul cel mai rapid se dirijează în zona de viteză maximă a apei, cele pentru curent intermediar în zona corespunzătoare și așa mai departe. Pînă astăzi nu a fost descoperit nici un exemplar hibrid, ceea ce demonstrează că aceste specii efectiv nu se încrucișează. Se poate, ca nu numai specializarea pentru habitate diferite să joace un rol în izolarea reproductivă ci și stimulii chimiei specifici care determină atracția între sexe la aceeași specie. Divergența datorată acțiunii selecției disruptive a mers destul de departe la gobiidele menționate. Astfel în 1961 P. Bănărescu demonstrează că cele patru specii se încadrează în trei subgenuri diferite: *Gobio* Cuvier 1817 senso stricto, din care face parte *G. gobio*; *Rheogobio* Bănărescu 1961, din care face parte *G. uranoscopus*; și *Romanogobio* Bănărescu 1961 în care se încadrează *G. albipinnatus* și *G. kessleri*.

Procesul de divergență datorat acțiunii selecției disruptive se pare că se desfășoară în cîteva etape mai importante care se determină reciproc, așa cum rezultă de altfel și din exemplele prezentate. Prima etapă este cea a indivizilor nespecializați, procesul de divergență fiind în imposibilitate de a se produce. A doua etapă este cea a coexistenței formelor specializate și nespecializate. Apariția unor specializări cît de mici declanșează începutul divergenței care se desfășoară ca o explozie atomică: inițial lent apoi tot mai rapid, evident dacă selecția continuă să aprecieze ca avantajoase formele specializate. Etapa se încheie cu eliminarea indivizilor nespecializați, cu caractere intermediare. A treia etapă se manifestă prin perfecționarea rapidă a specializărilor prin izolarea reproductivă datorată lipsei indivizilor intermediari.

Acestea sînt, foarte pe scurt, cele trei tipuri de selecție. Graficele lor sînt prezentate în figurile 10 *b* și 18 împreună cu două exemple concrete.

Și în cazul selecției naturale se pot realiza modelări ale procesului cu diferite grade de complicație, implicînd calculatoare cu un program specific. Dar modelarea se poate realiza și în condiții tehnice mai modeste. La sugestia lui M. Williamson și P. Sheppard, MacArthur și Connell au introdus în lucrarea lor referitoare la „Biologia populațiilor" (tradusă la Editura

Scanned with OKEN Scanner

Ştiinţifică, 1970) o anexă cu astfel de indicaţii de modelare a acţiunii selecţiei. Din punct de vedere tehnic se impun cerinţe foarte simple: două seturi de bile (cîteva sute de fiecare culoare), o cutie lungă în care să fie amestecate, iar prin înclinarea cutiei să se poată constitui un şirag, şi o riglă de calcul. MacArthur şi Connell propun două seturi de bile, bilele de o culoare reprezentînd o alelă, cele de cealaltă culoare alela complementară. Un individ va fi reprezentat astfel printr-un cuplu de bile, realizîndu-se practic trei astfel de genotipuri după modelul mendeleean. Un astfel de model prezintă inconvenientul de a se utiliza un număr prea mare de bile pentru o generaţie ceea ce impune o viteză mică de lucru pentru cercetătorul interesat. Procesul este simplificat pe jumătate dacă se utilizează modalitatea pe care am indicat-o la modelarea driftului. Adică se folosesc trei seturi de bile fiecare pentru cîte un genotip: de exemplu negre pentru A_1A_1, roşii pentru heterozigot (este necesară o culoare care să atragă atenţia cercetătorului pentru astfel de indivizi) şi alb pentru A_2A_2. Astfel pentru un individ se utilizează o bilă în loc de două. Şi în această situaţie modelarea poate fi stînjenită de un număr prea mare de bile, impus de cerinţa de a se lucra pe o populaţie mare. Se pot folosi cîte o sută de bile şi deşi numărul este suficient de mare este prevăzută, aşa cum se va arăta, o modalitate de corecţie pentru erorile întîmplătoare.

Modelul pe care îl prezentăm tinde să urmărească acţiunea exclusivă a selecţiei fără intervenţia driftului sau a altor factori. Mutaţia şi migraţia sînt excluse. Mai trebuie asigurată încrucişarea întîmplătoare (panmixia) şi numărul mare. Panmixia se realizează prin amestecul bilelor şi gruparea lor incidentală într-un şir prin aplecarea cutiei. Numărul mare este în funcţie de coeficientul de selecţie (s) şi numărul de indivizi. Produsul între cele două şi cifra 4 trebuie să fie mai mare ca 1, pentru ca populaţia să fie mare. Se poate alege $s=0{,}23$. Produsul dintre această valoare a lui s, cifra 4 şi 100 (numărul de bile) este evident mult mai mare decît unitatea. Valoarea $s=0{,}23$ nu este excesivă. Haldane a arătat că aceasta este, în medie, valoarea coeficientului de selecţie împotriva mutantei normale din populaţiile de fluturi din specia *Biston betularia* din pădurile poluate. După cum se ştie în cadrul acestei specii, caracterizate printr-un colorit deschis, s-a observat în anul 1848 în pădurile din împrejurimile oraşului Manchester existenţa unei mutante „Carbonaria" care conferă purtătorilor un colorit închis. În acea vreme pădurile nu erau înecate de fumul fabricilor; poluarea abia îşi făcea drum pe pămînt în apă şi aer odată cu începuturile industrializării. Fluturii normali, cu un colorit deschis erau homocromi. Trunchiurile arbo-

Scanned with OKEN Scanner

rilor din pădurile engleze, erau albicioşi din cauza lichenilor care îi acopereau. Mutanta Carbonaria prezenta numai dezavantaje în aceste condiţii fiind sesizată de păsări, prin coloritul contrastant, şi consumată. În aceleaşi păduri, din împrejurimile oraşului Manchester, în anul 1895, deci după jumătate de secol, situaţia era complet schimbată. Fumul nenumăratelor coşuri de fabrică a poluat în totalitate mediul. Aerul uscat şi funinginea nu au mai permis existenţa lichenilor, iar arborii prezentau scoarţa neagră din cauza depunerilor. S-a constatat de asemenea că populaţia de fluturi din specia citată era formată în proporţie de 98% din mutanta Carbonaria. Haldane a calculat că în aceste condiţii mutanta prezintă un avantaj adaptativ cu 30% mai mare decît alela normală. Aceasta înseamnă că la 100 supravieţuitori normali se întîlnesc 130 închişi la culoare, aceştia avînd deci valoarea adaptativă de 100% faţă de primii cu numai 77%. Rezultă că forma normală este eliminată în fiecare generaţie cu $s=0{,}23$. S-a mai constatat de asemenea faptul că mutanta Carbonaria este dominantă iar alela tipică este recesivă. Iată deci un caz de selecţie împotriva homozigoţilor recesivi (cazul numărul unu din tipologia citată anterior), desfăşurat în circa cincizeci de generaţii (fluturele are o generaţie pe an) cu un coeficient de 0,23 realizîndu-se schimbarea structurii genetice a populaţiei. Mutanta dominantă, cu o frecvenţă iniţială sub 0,01 (1%), a atins noua valoare de echilibru de 0,98.

Este interesant de modelat cazul citat, dat fiind că se cunosc toate datele, inclusiv rezultatul acţiunii selecţiei ceea ce permite a se observa gradul de exactitate obţinut prin folosirea modelului.

Modelarea prin folosirea bilelor pentru studiul evoluţiei unei populaţii impune, pentru fiecare generaţie, succesiunea a patru etape. Prima, pe care am putea-o numi determinarea întîmplătoare a cuplurilor, se realizează prin amestecul bilelor într-o cutie şi gruparea lor într-un şir. De la stînga la dreapta se înregistrează astfel perechile. Este bine să se realizeze o fişă în prealabil cu cele şase cupluri posibile pentru rapiditatea operaţiei. Sînt aceleaşi şase tipuri de cupluri pe care le menţionăm şi în cazul modelului *MoCaS* pentru studiul driftului. Notînd cu N — bilele negre (genotip homozigot dominant A_1A_1), cu R bilele roşii (genotip heterozigot A_1A_2) şi cu A bilele albe (genotip homozigot recesiv A_2A_2) se vor putea obţine cuplurile: NN, NA, AA, RN, RA şi RR. După înregistrarea numărului pentru fiecare tip, se va trece la etapa a doua — calculul genotipurilor descendenţei în lipsa acţiunii selecţiei naturale. Cel mai indicat este a se acorda fiecărui cuplu un număr egal de descendenţi care să reflecte pro-

Scanned with OKEN Scanner

porţia statistică posibilă a genotipurilor rezultante. Aceasta este corecţia menţionată mai sus prin care se elimină, în mare măsură acţiunea factorilor întîmplători din modelare. După cum se va observa mai departe în întreaga operaţie de modelare efectul lor este prezent o singură dată la încrucişarea întîmplătoare a indivizilor (etapa citată mai sus) cînd se modelează panmixia.

Numărul optim de descendenţi pentru un cuplu este de patru existînd următoarele şase cazuri posibile:

	Cuplul		descendenţa		cuplul		descendenţa
I	1. NN	$\longrightarrow$	$4\ N$	II	4. RN	$\longrightarrow$	$2N+2R-$
	2. NA	$\longrightarrow$	$4\ R$		5. RA	$\longrightarrow$	$-2R+2A$
	3. AA	$\longrightarrow$	$4\ A$	III	6. RR	$\longrightarrow$	$N+2R+A$

Cu cifre romane s-au notat categoriile de descendenţi în raport cu părinţii: I — un singur tip de descendenţi, II — două tipuri, III — trei tipuri, conform schemei mendeleene de încrucişare a genotipurilor. Categoriile II şi III se observă că se produc pe baza segregării, ambele fiind legate de cerinţa ca cel puţin un părinte să fie heterozigot: *R*. Dată fiind descendenţa diferită este bine ca în fişă cele şase cupluri să fie înregistrate în ordinea citată ceea ce uşurează munca de calcul a descendenţei. În acest sens prezentăm mai jos un exemplu de fişe pentru generaţia a douăzeci şi şase, din studiul prin modelare a evoluţiei genei Carbonaria la *Biston betularia*:

generaţia	Frecvenţa cuplurilor						Observaţii	Frecvenţa genotipurilor generaţiei următoare		
	NN	NA	AA	RN	RA	RR		N	R	A
26	⧄	□		⧄⧄	□	⧄		48	16	0
	⧄			⧄⧄				50	50	—
	⧄			⧄				—	6	6
	12	4	0	25	3	6		6	12	6
							(a) n	104	84	12
							(b) n—s	104 +	84 +	9=197
							(c) %	53	43	4

Scanned with OKEN Scanner

În exemplul citat frecvența fiecărui tip de cuplu, obținut prin însumarea datelor brute este de: 12, 4, 0, 25, 3, 6, în ordinea prezentată mai sus. În coloana genotipurilor generației următoare (*N*, *R*, *A*) obținute din cuplurile parentale se observă patru șiruri de numere. Primul (48, 16, 0) este rezultat din multiplicarea cu 4 a categoriei I de cupluri 4 fiind numărul de descendenți pe cuplu. Celelalte trei reprezintă descendența celor trei genotipuri categoria II și III. Astfel șirul al doilea (50, 50, —) este rezultatul multiplicării cu doi a valorilor 25+25+—; cel de-al treilea rezultat multiplicării de două ori a valorilor —+3+3 iar cel de-al patrulea — multiplicarea proporțională cu 6 a proporției mendeleene 1+2+1. Adică în toate cazurile un cuplu dă naștere la 4 descendenți. Numai că pentru primele trei (*NN*, *NA*, *AA*) toți sînt identici (respectiv 4*N*, 4*R* și 4*A*), pentru următoarele două (*RN*, *RA*) sînt 2 cîte 2 diferiți (respectiv 2*N*, 2*R* și 2*R*, 2*A*), iar pentru ultimul cuplu rezultă trei categorii de descendenți (1*N*, 2*R*, 1*A*). Rezultatele obținute pentru fiecare genotip, înregistrate în rîndul (*a*), reflectă descendența obținută fără intervenția selecției, adică dacă toți părinții ar avea un număr egal de urmași (patru) și toți ar supraviețui. Cu obținerea valorilor lui *n* pentru *N*, *R* și *A* se încheie etapa a doua a modelării.

A treia fază de calcul reprezintă intervenția selecției, adică mortalitatea diferențială a genotipurilor care este înregistrată în exemplul citat cu *n*—*s* (*b*). Genotipurile *N* și *R*, manifestînd caracterul dominant favorabil sînt avantajate de selecție (*s*=0), numărul de indivizi obținuți (104 și 84) rămînînd neschimbat (nu dispar descendenți prin mortalitate). Pentru genotipul *A* se aplică o valoare adaptativă de 0,77 (*s*=0,23), adică la o sută de indivizi supraviețuiesc 77 așa cum indică calculele lui Haldane pentru homozigotul recesiv de *Biston betularia* în zonele poluate. În acest caz se multiplică valoarea adaptativă (0,77) cu numărul de indivizi (12) obținîndu-se *n*—*s*. Prin dispariția celor trei indivizi (cifră rotunjită; cea exactă fiind 2,76) suma descendenței nu mai este egală cu 200 (50 cupluri × 4 descendenți), ci mai mică.

A patra etapă a modelării reprezintă calculul frecvenței descendenței, adică a proporției fiecărui genotip la sută. Frecvența se obține simplu, prin împărțirea valorilor specifice *n*—*s* (respectiv 104, 84 și 9) la totalul de 197. Rezultatele obținute: 0,53, 0,43 și 0,04 reprezintă frecvențele genotipilor din noua generație. Calculele se pot efectua rapid la rigla de calcul.

Modelarea acțiunii selecției naturale impune un program specific de patru etape succesive pentru fiecare generație: formarea cuplurilor, obținerea descendenței pentru fiecare cuplu și calculul numărului de indivizi ai celor

Scanned with OKEN Scanner

trei genotipuri, calculul numărului indivizilor rămaşi după acţiunea selecţiei şi calculul frecvenţei genotipurilor. Modelarea limitează acţiunea factorilor întîmplători la prima etapă care se desfăşoară după regulile panmixiei sau încrucişării imprevizibile. Celelalte trei etape se realizează prin acţiunea sistemică a selecţiei, reprezentînd de fapt trei faze ale acestui proces. Acţiunea selecţiei se desfăşoară, pentru noua generaţie, din momentul încrucişării indivizilor parentali, iar după apariţia juvenililor şi pînă la formarea unei noi generaţii se înregistrează o curbă de mortalitate mai mult sau mai puţin continuă. Modelul nostru însă preia o cifră globală a mortalităţii diferenţiale a fenotipilor, simplificînd procesul. Pe de altă parte, prin natura cercetării se impune o fază suplimentară: cea de calcul a frecvenţelor genotipurilor. În natură modificarea frecvenţei genotipurilor este simultană modificărilor numerice.

Modelarea pe această cale a acţiunii selecţiei naturale pentru cazul concret al speciei *Biston betularia* este extrem de importantă asigurînd, prin mecanismele concrete pe care le impune, o înţelegere clară a acestui proces. Aplicarea unei formule pentru rapiditatea de calcul nu oferă aceeaşi satisfacţie ca modelarea pe baze intuitive pe care am prezentat-o. O expresie matematică (modelarea matematică) este abstractă şi mintea umană este nevoită să neglijeze multe procese intermediare pentru fiecare etapă concretă a procesului biologic. O formulă poate fi înţeleasă la justa ei valoare abia după utilizarea modelării intuitive a proceselor biologice implicate care nu sînt simple de loc.

Modelarea menţionată reprezintă o perfecţionare a celei citate de Robert MacArthur şi Joseph Connell (1970), încît ne permitem să o numim *RaMCo*, utilizînd numele celor doi autori. Rezultatele utilizării modelării *RaMCo* pentru studiul evoluţiei melanismului industrial la *Biston betularia*, le prezentăm în figura 17 c. Faptul că dăm un nume unei modalităţi de modelare nu este nejustificat. Aşa cum s-a observat fiecare tip de modelare impune anumite rigori concretizate într-un program specific. Este greu de a cita, de fiecare dată întreg programul de reguli, cerinţe şi condiţionări după care se desfăşoară un proces de modelare. De aceea este mai practic a se utiliza un nume.

Din cele prezentate în legătură cu modelarea *RaMCo* se mai poate reţine faptul că faţă de driftul genetic selecţia naturală este un proces extrem de complex: este suficient a se compara cele două modelări specifice prezentate (*MoCaS* şi *RaMCo*) din punctul de vedere al cerinţelor desfăşurării lor.

Scanned with OKEN Scanner

Selecția naturală este numai la o analiză superficială un proces unitar așa cum am prezentat-o pînă aici în mod simplificat. Complexitatea procesului survine din faptul că unele caractere ale indivizilor se pot dovedi folositoare dintr-un punct de vedere și dăunătoare din altul sau unele gene care conferă avantaje purtătorului pot fi legate într-un bloc cu alte gene dezavantajoase. Luată în ansamblu selecția este un compromis între aceste mărunte și multiple socoteli. Indivizii avantajoși din toate punctele de vedere, conform cerințelor multitudinii de factori ai mediului, sînt rari. Cel mai frecvent supraviețuiesc indivizi cu majoritatea caracterelor avantajoase și cu un minim de dezavantaje, iar proporția aceasta depinde de intensitatea de acțiune a selecției.

Scanned with OKEN Scanner

VIII. INTERACȚIUNEA DINTRE SELECȚIA NATURALĂ ȘI CEILALȚI FACTORI AI PROCESULUI EVOLUTIV

Selecția naturală acționează în sensul realizării concordanței dintre populația locală și mediul său de viață, încît se manifestă ca factor evolutiv de reglare populațională. În această calitate selecția naturală se află în interacțiune permanentă cu ceilalți cinci factori (mutațiile, recombinările, migrațiile, driftul, selecția sexuală) care modifică variabilitatea aproape exclusiv în mod independent de cerințele mediului de viață. *Rezultatul interacțiunilor îl reprezintă atingerea unor valori de echilibru pentru structura genetică a populației.* Se manifestă de asemenea încă cel puțin două categorii de interacțiuni între selecția naturală și selecția artificială care este extrem de importantă mai ales sub raport aplicativ, cît și influența pe care o exercită natura sau gradul de evoluție al populației asupra desfășurării selecției naturale.

Relația drift-selecție naturală a fost în parte prezentată anterior. De fapt aceasta este problema *rolului mărimii populației pentru propria sa evoluție.* Dacă populațiile sînt mari (cerințele acestei condiții au fost explicate în capitolul: „Semnificația statistică a factorilor evoluției"), efectul datorat derivei genetice este exclus și acțiunea selecției se desfășoară normal, adică selecția naturală modifică în general intens variabilitatea genetică pînă la atingerea situației de echilibru a structurii populației cu condițiile de mediu, după care intensitatea selecției scade. Interacțiunea între selecția naturală și driftul genetic se manifestă însă în două cazuri: a) pentru populațiile mici, fluctuante ca număr de indivizi, care în anumite perioade ating un nivel foarte scăzut implicînd apariția acțiunii driftului genetic; b) pentru populațiile

Scanned with OKEN Scanner

mari, dar care au pornit de la un număr mic de indivizi colonizatori ai habitatului.

a) La *populațiile mici*, selecția este stînjenită de modificările aleatorii ale frecvenței genelor. Se pare, așa cum afirmă diferiți cercetători, că *driftul tinde să conducă populația către starea de homozigoție* prin eliminarea alelei complementare. Alela eliminată poate fi atît cea avantajoasă, cît și cea care implică unele dezavantaje (coeficient de selecție mai mare ca zero). Evident că selecția tinde să elimine o alelă dezavantajoasă. Păstrarea alelei dezavantajoase și atingerea stării de homozigoție, iată deci două handicapuri pentru populația respectivă în lupta pentru supraviețuire. Se pare că în multe cazuri astfel de populații sînt condamnate. Dar natura găsește întotdeauna cele mai năstrușnice soluții dată fiind vastitatea de interacțiuni posibile. Dezavantajul unei alele este un element relativ datorită existenței unor posibilități adaptative mai mari ale celorlalte gene din genotip. Pe de altă parte pot exista habitate uniforme potrivite pentru supraviețuirea homozigoților, încît această stare nu este întotdeauna dezavantajoasă. Altfel evoluția nu ar fi produs interesanta adaptare de autofecundare la plantele superioare și partenogeneză la nevertebratele evoluate. Indivizii unor astfel de populații trăiesc în bune condițiuni în habitatul lor atît timp cît acesta nu se modifică substanțial. Situația pledează pentru accepția ideii de echilibru care se stabilește între modificările produse de drift și acțiunea de verificare a selecției naturale. Acestea sînt cazurile fericite de potriviri întîmplătoare între cerințele mediului și schimbarea accidentală a variabilității populației.

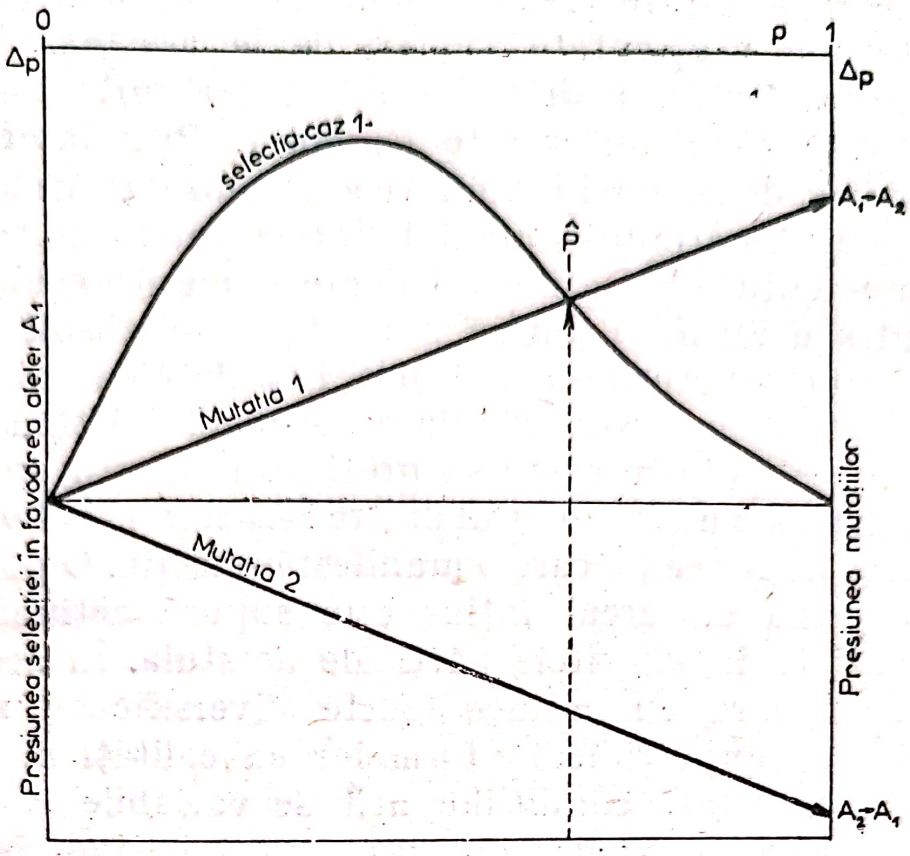
b) Efectul driftului îl întîlnim și în cazul unor *populații de animale actuale mari*, dar care au trecut printr-o fază inițială, cînd erau formate din puțini indivizi, cînd au suferit acțiunea de fixare a unor structuri genetice datorate derivei. Pentru exemplificare considerăm situația de populare a unor noi teritorii de către indivizii unei specii care pornește de la un număr mic de colonești ajunși în noul teritoriu. Populația ulterioară este tributară variabilității genetice a acestor indivizi fondatori. Imigranții, prin numărul lor mic, nu reflectă

proporţiile reale dintre alelele populaţiei de origine, ci prezintă cele mai neaşteptate abateri de la acestea. Această formă de manifestare a driftului a fost denumită *principiul fondatorilor*, al cărui autor este E. Mayr. Prin intermediul a cîte unui lot de indivizi fondatori se colonizează treptat noi teritorii, specia mărindu-şi arealul. Interesant că noile populaţii, în momentul cînd ating o valoare numerică echilibrată, fie că sînt sau nu mari, diferă mult de populaţia de origine prin frecvenţa structurilor genotipice. Populaţiile mari dintr-o zonă geografică cu cerinţe similare ale mediului tind să elimine diferenţele dintre ele şi să prezinte proporţii apropiate în ceea ce priveşte unul sau altul dintre caracterele individuale. Aceasta este acţiunea pe care o manifestă selecţia. O populaţie mare acoperind un areal întins este supusă acţiunii unor condiţii variate în diferitele părţi ale acestuia. În acest fel, într-un areal larg cu cerinţe foarte diversificate, selecţia impune o frecvenţă ridicată formelor cu calităţi medii capabile de a face faţă condiţiilor atît de variabile în spaţiu. Populaţiile mari, provenite din cîte un lot de indivizi colonişti, supuse principiului fondatorilor, tind însă către o variabilitate genetică similară pentru un areal geografic unitar.

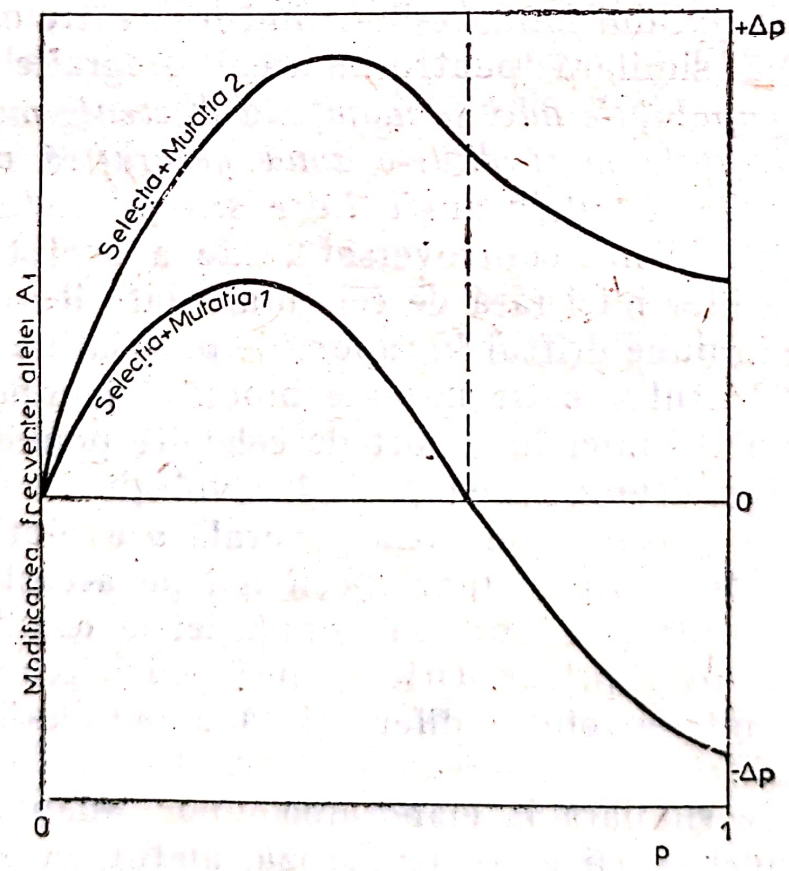
Deci, *între populaţiile mici se manifestă diferenţe mai mari decît între populaţiile mari dintr-o zonă geografică unitară, acesta fiind rezultatul interacţiunii între selecţia naturală şi driftul genetic*. Problema controversată este a evoluţiei mai rapide a populaţiilor mici faţă de cele mari datorită diferenţelor pe care le impune driftul în raport de populaţiile vecine. Este drept că driftul genetic impune modificări importante ale fiecărei populaţii mici în raport de celelalte populaţii ale speciei deschizînd drumul unei posibile evoluţii divergente. Dar este greu de a trage concluzia generală a evoluţiei mai rapide de individualizare a unor specii noi pe această cale, pentru că între drift şi adaptarea populaţiei la condiţii noi există un raport întîmplător. Oricum însă participarea driftului genetic la microevoluţia diferenţiată a populaţiilor nu trebuie neglijată.

O participare similară la elaborarea unor adaptări inclusiv geneza unei specii noi o realizează, alături de selecţia

Scanned with OKEN Scanner


0
p
1
Δp
Δp
selectia-caz 1-
A1-A2
p̂
Mutatia 1
Presiunea selectiei în favoarea alelei A1
Presiunea mutatiilor
Mutatia 2
A2-A1

a


+Δp
Selectia+Mutatia 2
Selectia+Mutatia 1
Modificarea frecventei alelei A1
0
-Δp
0
p
1

b

naturală şi *selecţia sexuală*. Din complexul de caractere individuale ale nevertebratelor superioare şi vertebratelor un număr este datorat acţiunii selecţiei sexuale sub controlul selecţiei naturale. În paginile anterioare s-au prezentat mai pe larg condiţiile acestei interacţiuni pînă la limitarea acţiunii selecţiei sexuale de către cea naturală. Caracterele impuse pe această cale reprezintă în genere un număr mic faţă de restul caracterelor unui individ deşi uneori rezultatele interacţiunii selecţiei sexuale şi naturale sînt impresionante.

O conturare mai clară a interacţiunilor selecţiei se manifestă în raport de factorii sursă de variabilitate: *mutaţiile* şi *fluxul genetic*. În ambele cazuri între acţiunea unuia dintre cei doi factori şi cea a selecţiei naturale se ajunge în multe *situaţii de echilibru* cînd factorii lucrează în direcţii diferite, iar acţiunea lor nu modifică frecvenţa alelelor.

De exemplu în cazul fenomenului de dominanţă completă selecţia impune homozigoţii dominanţi şi heterozigoţii, deci genotipurile purtătoare ale alelei A_1 în timp ce *mutaţia* se produce continuu de la aceasta către alela A_2. Situaţia este prezentată în figura 19 **a**. Se observă că există o frecvenţă de echilibru ($\hat{p}$) a alelei A_1 la care modificările produse de mutaţie în defavoarea alelei A_1 şi cele produse de selecţie în favoarea acesteia sînt nule existînd o stare de echilibru. Cînd însă frecvenţa p a alelei A_1 este mai mică decît valoarea de echilibru $\hat{p}$ modificarea în favoarea alelei, datorate acţiunii selecţiei naturale va înregistra valori mai mari decît cel în sens invers. Cînd p este mai mare decît valoarea de echilibru, situaţia este simetrică, frecvenţa alelei A_1 fiind în scădere. Nu întotdeauna se ajunge la situaţii de echilibru. În cazul în care presiunea mutaţiilor lucrează în aceeaşi direcţie cu cea

---

Fig. 19. — Interacţiunea selecţiei naturale şi procesului mutagen; **a** — acţiunea fiecărui factor în parte (s-a ales cazul 1 pentru selecţie, iar pentru mutaţie s-au reprezentat ambele variante: 1 — $A_1 \rightarrow A_2$; 2 — $A_2 \rightarrow A_1$); **b** — rezultatul interacţiunii; în cazul +p, frecvenţa alelei A_1 creşte, iar în cazul —p frecvenţa scade (**a** — după MacArthur şi Connell 1970, cu modificări; **b** — original).

Scanned with OKEN Scanner

a selecţiei, şi de exemplu mutaţiile reversibile (către alela A_1) devansează pe cele directe (de la alela A_1), graficul mutaţiilor şi al selecţiei naturale nu se mai intersectează (figura 19, **a**, **b**). În această situaţie modificările selecţiei şi mutaţiilor se cumulează, indiferent de valoarea lui p frecvenţa alelei A_1 fiind în creştere, proces mai accentuat pentru valorile mai mici.

Un rezultat similar ca mai sus se realizează şi în interacţiunea dintre selecţia naturală favorabilă alelei A_1 şi a *migraţiei* (fluxului genetic) în favoarea sau în defavoarea acesteia. Cînd pe ansamblul populaţiei emigraţia este mai mare decît imigraţia, pierzîndu-se astfel indivizi purtători ai alelei A_1 există un punct de echilibru $\hat{p}$ cînd modificările produse de selecţie în favoarea alelei şi cele prin emigraţie în defavoarea acesteia echilibrează frecvenţa rămînînd constantă. În cel de-al doilea caz, cînd selecţia şi migraţia acţionează în favoarea creşterii frecvenţei A_1, nu se atinge un aunct de echilibru între cele două forţe. Graficele pentru sceste situaţii datorate interacţiunii dintre selecţie şi migraţie ţînt similare celor pentru interacţiunea selecţie-mutaţie prezentat anterior (figura 19, **a**).

După cum s-a mai arătat (a se vedea tabelul nr. 2, capitolul VIII) se pot depista şase cazuri de acţiune modificatoare a frecvenţei alelelor complimentare A_1 şi A_2 de către selecţia naturală. Ne putem întreba în ce situaţii se realizează un echilibru între presiunea selecţiei şi a mutaţiilor sau migraţiilor. La această întrebare răspundem în tabelul de mai jos

Selecţia naturală	Situaţii de echilibru genetic — Presiunea mutaţiilor sau migraţiilor acţionează:	
	a. Împotriva selecţiei	b. În acelaşi sens cu selecţia
cazul nr. 1	1	0
cazul nr. 2	1	2
cazul nr. 3	1	0
cazul nr. 4	2	1
cazul nr. 5	1	2 sau 0
cazul nr. 6	1	0

ţinînd seama de graficele pentru modificările produse de cele şase cazuri de selecţie prezentate anterior. Se ţine seama că, pentru fiecare caz de acţiune a selecţiei sînt posibile cîte două cazuri cel puţin atît pentru mutaţii cît şi pentru migraţii.

Recomandăm cititorului, pentru înţelegerea datelor prezentate în acest tabel să analizeze cele şase grafice ale acţiunii selecţiei pe care le-am prezentat în figura 17 b. Presiunea constantă a mutaţiilor sau migraţiilor, apare grafic sub forma unei drepte care face unghi ascuţit cu abscisa şi întretaie curbele citate determinînd totalitatea situaţiei de echilibru. Trebuie ţinut seama că dacă mutaţia sau migraţia acţionează în sens opus modificărilor produse de selecţie, dreapta citată trebuie trasată în acelaşi registru în care se înregistrează aceste modificări şi în registrul complementar în caz că acţiunile sînt în acelaşi sens. Pentru situaţia cînd selecţia acţionează împotriva heterozigoţilor (cazul 2 şi 4 de manifestare a selecţiei) cît şi situaţia în care selecţia acţionează împotriva homozigoţilor (cazul 5), noţiunea de acţiune împotriva alelei favorizate de selecţie este arbitrară, modificările produse de selecţie fiind atît pozitive cît şi negative.

În afara factorilor evolutivi, producători sau restrictivi de variabilitate, selecţia este afectată şi de alte condiţii. Un rol important îl prezintă *gradul de evoluţie* al speciei din care face parte populaţia. În linii foarte generale se poate considera că există două categorii de specii: primitive şi evoluate.

Selecţia îşi exercită diferit acţiunea în cele două cazuri. Speciile primitive se caracterizează prin cîteva trăsături comune legate de mijloacele pasive de luptă pentru supravieţuire a indivizilor. Un astfel de mijloc îl reprezintă prolificitatea foarte mare. Şansa ca un nou născut să ajungă să se reproducă este însă foarte mică. Astfel de specii prezintă deci mari pierderi prin mortalitate. Eliminarea în proporţie mare a indivizilor în cursul creşterii şi dezvoltării lor, a reprezentat un factor de selecţie care a permis supravieţuirea genotipurilor prolifice. În acest fel prolificitatea mare este un rezultat adaptativ, selecţia avînd un pronunţat caracter de nediscriminare individuală. Şansa la supravieţuire nu depinde de toate calităţile individuale ca de exemplu coloritul homocrom, mobilitatea, acuitatea senzorială etc., ci de prolificitatea

Scanned with OKEN Scanner

genotipului. Un genotip care se manifestă prin mai mulți indivizi are șansa de a se dezvolta numeric.

Un exemplu îl putem găsi în rîndul organismelor din planctonul mărilor. Balenele se hrănesc cu crustacee planctonice din grupul *Euphausiacea*, acționînd ca un factor de selecție nediscriminativ. Balena filtrează prin fanoane apa cu acești crustacei devenind astfel un „fileu planctonic" care prinde tot ceea ce este în raza ei de acțiune. Nu contează, așa cum menționam anterior, faptul că unii crustacei sînt mai transparenți decît alții, fiind astfel insesizabili pentru un factor discriminativ (un pește planctonofag), sau prezintă o mobilitate mai mare. Dacă au nimerit în raza de acțiune a gurii balenei nimic nu îi poate scăpa. Mijlocul de apărare este mărirea prolificității, ceea ce este o modalitate pasivă de luptă cu condițiile nefavorabile.

La speciile evoluate există multiple mijloace de evitare a mortalității juvenile. Astfel puii vertebratelor sînt protejați de părinți, învățați să își procure hrana. Acuitatea simțurilor sau posibilitatea de fugă rapidă joacă un rol esențial de evitare a mortalității. Din această cauză rolul fiecărui individ în cadrul populației crește față de speciile primitive. Prolificitatea este scăzută, iar mijloacele active de luptă cu condițiile de mediu fac ca indivizii să moară în mică măsură în faza de juvenili. Întîmplarea joacă un rol redus în supraviețuire indivizii fiind selectați după ideea darwinistă a supraviețuirii celui apt.

Un caz interesant de interacțiune se realizează între selecția naturală și cea artificială în cazul plantelor cultivate și a animalelor domestice.

Pentru început este necesar să caracterizăm succint *selecția artificială*. Ea nu este un factor evolutiv întîlnit în populațiile naturale, așa cum este cunoscut, ci un factor modificator al variabilității plantelor cultivate și animalelor domestice care acționează sistemic, orientat similar selecției naturale. În cazul selecției naturale componentele ei sînt formate din condițiile mediului: climă, hrană, celelalte organisme cu care intră specia în interacțiune, inclusiv factorul antropic. Reamintim de exemplu urmările dezvoltării industriale asupra

Scanned with OKEN Scanner

evoluţiei populaţiilor de *Biston betularia* şi a altor micro-lepidoptere în zonele poluate. Faţă de întreg acest complex de factori componenţi ai selecţiei naturale, în cazul selecţiei artificiale există unul singur: omul. Dacă factorul antropic este component comun al ambelor categorii de selecţie, este necesar să lămurim diferenţele de acţiune a acestui factor în cele două situaţii atît de diferite.

Trebuie să remarcăm de la început faptul că în cazul selecţiei naturale omul intervine ca o componentă a mediului. În ultimă instanţă selecţia naturală se opune unei proliferări numerice a speciei. Unii autori, pentru a explica mai plastic conceptul de selecţie naturală, folosesc termenul de „rezistenţă a mediului". Deşi un număr de indivizi sînt eliminaţi prin mortalitate diferenţială, specia are de cîştigat în urma acţiunii acestui factor prin selectarea indivizilor concordanţi cu mediul lor de existenţă.

Selecţia artificială nu impune însă caractere favorabile pentru supravieţuirea preferenţială a indivizilor, ci din contră, de cele mai multe ori aceştia îşi pierd posibilitatea de a face faţă condiţiilor de mediu. Rasele perfecţionate de porcine selecţionate pentru carne sînt reprezentate prin indivizi complet deformaţi, greoi, care şi-au pierdut acuitatea simţurilor. Pe de altă parte există o corelaţie strînsă între obţinerea unei forme perfecţionate din punct de vedere economic şi capacitatea individuală scăzută de a face faţă bolilor şi paraziţilor. Selecţia artificială nu este direcţionată de om în acest sens; rolul ei este de-a modifica variabilitatea organismelor ameliorate pentru a se obţine rase de animale sau soiuri de plante cu metabolism eficient productivităţii nete şi minim de pierderi energetice. Pe de altă parte se caută ca producţia netă de material biologic realizată de indivizi să aibă o calitate superioară, complex de cerinţe care diferă de la un organism la altul, dar care, în esenţă, impune proporţia cît mai mare a unui ţesut sau a mai multor ţesuturi, în raport cu alte ţesuturi nevalorificate. Pe scurt, se poate spune că *selecţia artificială se desfăşoară în favoarea cerinţelor economice umane, în timp ce selecţia naturală îşi manifestă acţiunea pentru supravieţuirea preferenţială a indivizilor fiecărei specii.*

Scanned with OKEN Scanner

Selecția artificială este deci un factor important de transformare a unui număr destul de mare de specii folositoare omului. Ca factor transformator al naturii la scară geologică selecția artificială este recentă. Ea începe să se manifeste probabil după ultima glaciație din cuaternar odată cu apariția civilizației neolitice a lui *Homo sapiens sapiens*. Începuturile ei sînt inerent legate de trecerea oamenilor străvechi de la stadiul de culegător și vînător la cel de cultivator al pămîntului și domesticire a animalelor. Selecția artificială și-a desfășurat activitatea, în cea mai mare parte în cursul istoriei omenirii, sub forma *selecției inconștiente*.

Diferența între selecția artificială și selecția naturală este aparent minimă, dar calitativă. Există o strînsă legătură între manifestarea selecției artificiale și interesul omului pentru rezolvarea problemelor sale privind hrana și îmbrăcămintea pe baza animalelor domesticite și a plantelor cultivate.

Mecanismul de principiu al selecției artificiale inconștiente a fost identificat de Darwin. În perioadele nenumărate de secetă și foamete, omul primitiv a preferat să sacrifice dintre animalele domesticite în primul rînd pe cele mai puțin viguroase, cît și cele ce se dovedeau a-i aduce beneficii mai mici. Să nu uităm că omul utiliza aceste animale în paralel pentru diferite cerințe ale rudimentarei sale gospodării. Darwin nu a fost surprins să găsească în sudul Americii de Sud, la fuegieni, domesticit numai cîinele utilizat pentru vînătoare. În perioadele de sărăcie a vînatului fuegienii își mîncau cîinii care nu se dovedeau vînători pricepuți și îi păstrau pe cei de care se foloseau mai mult. Apare foarte clar ritmul lent pentru obținerea unui progres pe această cale, dacă ne gîndim la numărul mic de animale domesticite asupra cărora se exercita selecția. Aceasta a atras pierderea, în multe rînduri, pentru o familie a celor cîteva animale domesticite și reluarea procesului de ameliorare empirică.

Abia de circa 6000 de ani omul a început să folosească o a doua categorie majoră de *selecție artificială*, cea *metodică*, mult mai eficientă. Civilizațiile vechi (chineză, indiană, sumeriană etc.), au fost legate în mare măsură de progresul în cultivarea plantelor și creșterea animalelor. În ultimele

Scanned with OKEN Scanner

trei decenii de exemplu, arheologii au reuşit să descifreze multe din tăbliţele de lut ars purtătoare ale informaţiilor privind cunoştinţele agricole ale sumerienilor, care ne demonstrează că ei folosind selecţia metodică, obţinuseră de exemplu specia de grîu dur.

Ariile civilizaţiilor vechi au constituit *centrele gentice primare* de formare a primelor rase şi soiuri ameliorate în raport cu strămoşii sălbatici din care au provenit. Procesul a continuat apoi în *centre secundare* stabilizîndu-se structurile genetice realizate.

Această interesantă concepţie care permite a se arunca o punte între acţiunea paralelă a evoluţiei speciilor pe calea selecţiei naturale şi a ameliorării soiurilor şi raselor prin acţiunea selecţiei artificiale este datorată geneticianului sovietic N. I. Vavilov (1935). El a reuşit să identifice următoarele 8 centre genetice primare pe glob:

— China, un centru vechi în care s-au ameliorat o serie de soiuri primare de ceai, mei, soia, orez, bambus. Ea a fost centru secundar pentru fasole şi orz. China este zona de selecţie a viermelui de mătase şi una dintre zonele de domesticire a raţei, cea de-a doua fiind Mediterana europeană.

— Al doilea centru genetic este format din India, Indochina şi Malaezia. Aici s-a început selecţionarea bananierului, a piperului şi năutului. Agriculturii de pe valea Gangelui îi datorăm o specie de grîu (*Triticum sphaerococum*) ca şi obţinerea viţei de vie, a migdalului, caisului, cantalupului. Indienii au domesticit cîinele, porcul, bivolul şi găina.

— Al treilea centru genetic l-a reprezentat Asia mijlocie. Climatul montan şi de podiş a permis selecţionarea cepei, usturoiului, a unor soiuri de mazăre şi a spanacului. În aceste zone de podiş se pare că a fost domesticit calul.

— Al patrulea centru este în Asia Mică, aici selecţionîndu-se grîul dur, lucerna, năutul.

— Al cincilea centru genetic, dezvoltat în jurul Mediteranei europene, a reprezentat un al doilea centru de selecţie pentru grîul dur şi centru pentru selecţionarea unor soiuri de mazăre, a sfeclei, verzei, pătrunjelului. Acesta este şi unul dintre centrele de domesticire a raţei.

Scanned with OKEN Scanner

— Al şaselea centru genetic, cel etiopian (nord-estul Africii) a furnizat cafeaua, bobul, susanul, năutul. Tot aici s-a început albinăritul.

— Al şaptelea centru important a fost legat de civilizaţiile dezvoltate în jurul Golfului Mexic (Mexic, America centrală istmică şi insulară). De aici s-a importat în Europa porumbul, tutunul, tomatele, ardeiul, floarea-soarelui. Pe platoul mexican s-a domesticit curcanul.

— Al optulea centru a fost cel peruan, unde s-au selecţionat fasolea şi bumbacul cu fibră lungă (*Gossypicum barbadense*), reprezentînd totodată şi unul din centrele de proveniență a fasolei. În America de sud există încă două centre mai mici: zona chiliană de unde provine cartoful şi sudul Braziliei, patria alunelor de pămînt a arborelui de cauciuc şi a arborelui de cacao.

Pe lîngă unele plante şi animale cu un areal restrîns, care au fost ameliorate în cîte un centru genetic, cea mai mare parte a speciilor strămoşeşti au prezentat areale largi, acţiunea omului exercitîndu-se în mai multe centre. Aceasta din cauză că plantele cu sămînţă şi vertebratele superioare (păsări şi mamifere), deşi grupe recente în evoluţia lumii vii, prin caracterele lor de superioritate, au reuşit să cucerească în bună măsură continentele. În multe cazuri, deci, comunităţile umane străvechi despărţite prin masive muntoase inaccesibile, deşerturi sau mări, au început relativ simultan ameliorarea independentă a aceloraşi plante şi animale. Dat fiind că pentru aceeaşi specie au fost selecţionaţi indivizi din diferite părţi ale arealului acesteia, inerent s-a pornit de la diferenţe genetice. Astfel, dintre plantele cu areal larg putem cita de exemplu fasolea care a fost selecţionată atît în China, cît şi în Malaezia şi India sau în America de sud. Dintre animale raţa a fost domesticită simultan în Mediterana europeană şi China.

Eficienţa acţiunii selecţiei artificiale ca modificator al populaţiilor naturale a crescut pe parcursul desfăşurării istoriei umane prin faptul că selecţionatorii au realizat treptat un material genetic ameliorat şi standardizat.

Selecţia artificială metodică este caracterizată printr-un ritm intens de modificare a structurii genetice populaţionale.

Scanned with OKEN Scanner

Intensitatea sporită a acţiunii selecţiei artificiale metodice este cauzată de oprirea pentru reproducere exclusiv a exemplarelor purtătoare de calităţi dorite. Genetica permite astăzi studierea eredităţii acestor caractere pentru cunoaşterea determinismului lor şi evitarea pierderii prin segregare. Totodată fenomenul de heterozis al heterozigoţilor este folosit din plin, dar, în acest caz, fiecare generaţie se realizează din părinţi homozigoţi, iar selecţia artificială metodică se exercită asupra părinţilor.

După succinta prezentare a selecţiei artificiale este interesant să întreprindem o *analiză comparativă* între selecţia naturală şi artificială.

1. Prima caracteristică care merită să fie studiată o reprezintă *obiectul de lucru* al celor două categorii de selecţie. Selecţia naturală acţionează asupra populaţiei locale. Pentru selecţia artificială obiectul modelării ei îl reprezintă *lotul de animale sau de plante.* Diferenţa între populaţie şi lot (sau efectiv) nu se referă exclusiv la terminologie, ci este de conţinut. Cititorul poate analiza de exemplu prin comparaţie caracteristicile populaţiei, (prezentate în capitolul: „Populaţia şi specia"), şi trăsăturile specifice ale unui lan de grîu sau lot de animale domestice. Este evident că lotul *nu prezintă o structură genetică*, un polimorfism. Indivizii componenţi prezintă o variabilitate genetică standardizată, rezultat al ameliorării. În cele mai multe cazuri selecţia artificială a distrus şi alte structuri; de exemplu, un lan de grîu este mai mult sau mai puţin sincron în ceea ce priveşte creşterea şi dezvoltarea plantelor. În acest fel într-un lot *se înregistrează la un moment dat o singură vîrstă* şi nu întreaga structură întîlnită la populaţiile naturale (piramida vîrstelor). În mod similar loturile de animale sînt compartimentate: se separă adulţii reproducători de cei pentru sacrificiu ca şi adulţii de tineri etc., din motivul îngrijirii diferenţiate. *Inexistenţa unei structuri pentru loturile de plante şi animale* de importanţă economică, care să fie echilibrată în raport cu condiţiile de mediu face imposibilă, pentru astfel de unităţi supraindividuale artificiale, existenţa lor independentă în mediu din cauza lipsei capacităţii de autoreglare.

Scanned with OKEN Scanner

2. Alături de lipsa structurii, un lot se caracterizează deci și prin *lipsa mecanismelor de autoreglare*. Dacă prima trăsătură reprezintă un avantaj pentru selecționator, cea de a doua impune dezavantaje economice și morale. *Omul devine factorul reglator*, mediator între mediul natural și lotul de indivizi. El trebuie să exercite un triaj continuu al acțiunilor naturii, în fapt a selecției naturale, care se exercită asupra a tot ceea ce este viu pe planeta noastră. Omul, prin tehnologia actuală, asigură cantitatea optimă de hrană, combate presiunea factorilor biotici (concurență, parazitism), luptă împotriva factorilor abiotici nefavorabili (secetă, temperaturi scăzute etc.)

3. *Omul trebuie să supravegheze permanent lotul de plante sau animale* pe care îl exploatează. Subestimarea forțelor naturii este fatală; presiunea selecției naturale este continuă și extrem de intensă asupra organismelor selecționate artificial care sînt incapabile de supraviețuire în mediul natural.

Lipsa protecției umane nu ar însemna pieirea formelor ameliorate în totalitate, cît pierderea calităților importante economic. Este cunoscut faptul că animalele domestice lăsate în libertate, fără o îngrijire specială, sînt slab productive. În acest caz se manifestă din plin acțiunea selecției naturale supraviețuind fenotipii cu o vitalitate mai ridicată și care seamănă mult cu strămoșii sălbatici.

4. Protecția unor organisme selecționate înseamnă însă în același timp lupta nu numai cu factorii abiotici nefavorabili, ci și cu organismele din natură. În calitate de ameliorator, *omul acționează fără voia sa ca un factor de selecție naturală asupra organismelor din natură*. În multe cazuri pot rezulta implicații secundare extrem de nefavorabile economic însăși asupra organismelor protejate. Vom cita un exemplu clasic în acest sens.

La începutul secolului, în statul California (din S.U.A.), fermierii luptau extrem de eficace împotriva insectei *Aonidiella aurantii*, un dăunător al citricelor, prin utilizarea pulverizărilor cu acid cianhidric. *Aonidiella aurantii* face parte din ordinul, *Homoptera*, fiind o rudă apropiată a păduchelui de San Jose, cunoscut ca un dăunător de temut al merilor și perilor. Folosirea acidului cianhidric nu s-a dovedit însă

Scanned with OKEN Scanner

multă vreme eficace. Începînd din 1914 s-a observat că populațiile dăunătorului au început să se refacă numeric. Cercetările întreprinse au arătat că incidental apăruse o mutantă rezistentă la care indivizii supraviețuiau în proporție de 45% față de forma sălbatică, nerezistentă la care supraviețuirea era numai în proporție de 4%. Capacitatea indivizilor de a rezista era datorată posibilității de a-și ține închise stigmele (orificiile respiratorii) peste 30 de minute în condițiile nefavorabile în timp ce indivizii nerezistenți realizau doar un timp maxim de 1 minut. Această diferență a impus mortalitatea rapidă a formelor sălbatice și dezvoltarea numerică a formelor mutante care au găsit practic nișa ecologică respectivă nevalorificată. În fața pericolului pe care îl reprezenta dăunătorul de a produce uscarea livezilor de citrice s-a încercat combaterea biologică. S-au găsit astfel trei specii de himenoptere din genul *Aphytis* care parazitează pe *Aonidiella aurantii*. Introducerea lor a redus pentru moment dezvoltarea numerică a parazitului pentru ca, în scurtă vreme, să se constate o nouă creștere excesivă a acestuia. Cauza noului eșec s-a dovedit a fi legată de subestimarea efectelor concurenței dintre speciile de paraziți. Competiția intensă dintre aceștia a slăbit efectul de limitare a dăunătorului.

Atît combaterea chimică, cît și cea biologică prezintă avantajele și dezavantajele lor. În etapa actuală pentru protecția plantelor de cultură se încearcă folosirea unei metode combinate în care efectele de limitare a dăunătorului să fie judicios dozate și să colaboreze perfect. Este așa-numita *luptă integrală*. În ceea ce privește combaterea chimică din cadrul acestui complex de măsuri se tinde spre evitarea pesticidelor persistente (D.D.T.-ul a fost în unele țări interzis), cît și al substanțelor cu efect puternic de distrugere a dăunătorilor. Acestea reprezintă factori puternici de selecție naturală pentru dăunători iar supraviețuirea unei mutante rezistente tratamentului ar însemna imposibilitatea utilizării unor pesticide ulterioare al căror efect ar fi imposibil de suportat în primul rînd de către om. Atît în medicină, cît și în agricultură, mijloacele chimice de combatere a unor boli

Scanned with OKEN Scanner

sau dăunători sînt factori de selecţie ce grăbesc evoluţia unor forme rezistente în faţa cărora omul devine tot mai dezarmat. În 1969 cunoscutul ecolog Eugene Odum a publicat un impresionant articol în revista *Science* intitulat: „Strategia dezvoltării ecosistemelor" în care abordează şi problema viitorului ecologic al combaterii bolilor şi dăunătorilor. El arată că pînă acum omenirea a ales ca strategie pentru agricultură selectarea plantelor cultivate pe principiul biomasei mari şi comestibilităţii ridicate a părţilor exploatate. Corelaţia ecologică înseamnă atacul intens al bolilor şi dăunătorilor, iar aceasta atrage un consum ridicat de cheltuieli de combatere. Odum consideră că viitorul ar putea să orienteze omenirea spre alegerea altei strategii: a culturii unor plante necomestibile, capabile de a sintetiza propriile lor mijloace chimice de luptă. Selecţia lor ar trebui să ţină seama de biomasa ridicată cît şi de posibilitatea de prelucrare în industrie, cu cheltuială minimă pentru înlăturarea substanţelor agresive.

Iată deci ce complicate probleme le pune omenirii interacţiunea dintre selecţia artificială şi naturală. Interacţiunea selecţiei naturale cu ceilalţi factori ai evoluţiei, cît şi cu factorii şi condiţiile menţionate are ca rezultat modificarea treptată a populaţiilor şi evoluţia acestora.

Scanned with OKEN Scanner

IX. MICRO ŞI MACROEVOLUŢIA

Micile modificări produse în fiecare generaţie în structura genetică a unei populaţii cît şi transformările grandioase ale unităţilor sistematice majore produse prin interacţiunea dintre factorii evolutivi sub controlul selecţiei naturale sînt cunoscute sub numele generic de *evoluţie.*

Atingerea stării de echilibru genetic pentru indivizii unei populaţii în raport de mediul lor de existenţă, manifestată sub forma adaptării este un proces sistemic. Populaţia, ca sistem deschis cu autoreglare, prin intermediul mecanismului de feed-back, reprezentat de selecţia naturală, îşi corijează componenţa apropiindu-se de răspunsul adaptativ ideal. Acesta nu este însă atins din cauza unui continuu decalaj între recepţia informaţiei din mediu şi elaborarea răspunsului sistemului populaţional. În acest interval (*histerezis*) mediul se modifică, încît răspunsul dat de către sistem se adresează unei situaţii trecute. Fenomenul repetîndu-se, se menţine o stare de echilibru dinamic a sistemului în raport cu mediul său, caracterizată prin oscilaţii de o parte şi de alta a echilibrului ideal. În cazul populaţiei este evident că fenomenul de imposibilitate a realizării unei stări adaptative perfecte este legat de cel puţin trei cauze:

1. În primul rînd selecţia este un mecanism de reglare cu randament scăzut. Am arătat anterior că selecţia operează modificarea proporţiei genelor într-o populaţie indirect prin intermediul controlului proporţiei fenotipilor. Întîrzierea în elaborarea adaptării este datorată în acest caz unui *feed-back defectuos* şi nu unei stări de histerezis propriu-zise.

2. A doua cauză de imposibilitate a elaborării unei adaptări perfecte este cea de *histerezis sistemic.* Decalajul este de

o generaţie în cazul populaţiilor aflate în echilibru dinamic cu mediul lor. Este explicabil histerezisul, dacă analizăm comparativ structura unei populaţii pentru generaţii succesive. Astfel, în cursul generaţiei parentale selecţia elimină într-o măsură mai mare fenotipul A_1 decît A_2. Rezultatul se relevă abia după ce descendenţii vor atinge vîrsta maturităţii pentru confirmarea justeţei modificării. De exemplu se poate cita polimorfismul echilibrat de la populaţiile de *Biston betularia* din pădurile poluate ale împrejurimilor oraşului Manchester, locul de experiment al lui Kettlewell. Aşa cum au arătat investigaţiile acestui cercetător proporţia de 98% pentru alela *Carbonaria* nu este menţinută constant în fiecare generaţie. Astfel uneori fluturii deschişi la culoare sînt atît de puţini încît păsările insectivore mai uşor găsesc fluturi homocromi purtători ai alelei *Carbonaria*. În generaţia următoare proporţia fluturilor *Carbonaria* a scăzut puţin în timp ce ceilalţi fluturi sînt ceva mai frecvenţi. Aceasta conduce către un consum mai intens al fluturilor deschişi la culoare şi aşa mai departe.

3. O a treia cauză a imposibilităţii atingerii stării de adaptabilitate perfectă este datorată *instabilităţii mediului*. Condiţiile de viaţă ale unei specii se modifică nu numai într-un interval geologic, ci în perioade mult mai scurte de timp. Biocenozele se restructurează ca componenţă, iar condiţiile abiotice se modifică lent. Înseşi speciile consumatoare ale organismelor urmărite reuşesc să-şi elaboreze adaptări prin care să contracareze într-o oarecare măsură adaptările speciei reglate.

Toate acestea fac ca procesul evoluţiei să se desfăşoare continuu. Evoluţia afectează astfel toate grupările supraindividuale: de la populaţie şi specie pînă la încrengături şi regn. Factorii participanţi sînt aceeaşi în toate cazurile: diferenţele mai mult sau mai puţin accentuate dintre diferitele taxoane sînt datorate timpului afectat procesului de evoluţie divergentă. Deşi nu există factori evolutivi diferiţi, evoluţia grupelor mari taxonomice este desemnată de obicei în literatura de specialitate prin *macroevoluţie*, în timp ce evoluţia grupelor mici (populaţie-specie) prin termenul de *microevoluţie*. În genere prin microevoluţie se înţelege de

Scanned with OKEN Scanner

obicei procesul de speciaţie sau de naştere a speciilor noi. Cu alte cuvinte el se referă la evoluţia populaţiilor, raselor ecologice, subspeciilor şi speciilor. Prin macroevoluţie se înţelege evoluţia taxonilor mai mari decît specia, începînd deci cu genul şi sfîrşind cu regnul. S-a propus la un moment dat şi termenul de *megaevoluţie* care ar fi trebuit să desemneze evoluţia taxoanelor cele mai mari, adică procesul de formare al claselor şi încrengăturilor, dar demonstraţia lui Th. Dobzhansky asupra relativităţii acestor termeni a făcut ca în literatura actuală de specialitate să se păstreze numai cei de micro şi macroevoluţie.

Procesul evoluţiei se desfăşoară pe două planuri. Este vorba de evoluţia progresivă şi cea de specializare. Prin *evoluţia progresivă* se înţelege formarea unui nou tip de organizare sau a unor structuri noi care oferă o direcţie inedită de evoluţie. Între tipul de organizare iniţial şi cel nou apărut se manifestă diferenţe fundamentale. Acest nou tip nu rămîne sub forma sintetică în care a apărut, ci se diversifică, reprezentanţii specializîndu-se pentru nişe ecologice diferite. *Evoluţia de specializare* permite astfel folosirea intensivă a resurselor existente. Procesul macroevoluţiei conduce inerent către divergenţe accentuate între organisme culminînd cu formarea unor tipuri diferite de organizare. Microevoluţia se desfăşoară odată cu diversificarea subunităţilor speciilor avînd ca rezultat apariţia de rase şi specii noi, cît şi ocuparea unor nişe ecologice fie vacante, fie rezultate din divizarea altora anterioare. Procesul conduce mai mult sau mai puţin spre realizarea unor specializări. B. Rensch foloseşte pentru evoluţia progresivă termenul de *anageneză*, iar pentru cea de specializare termenul de *kladogeneză*.

În acelaşi timp unele organisme evoluează pe calea unui proces involutiv. Prin *involuţie* se înţelege simplificarea unor structuri şi funcţii ale planului de organizare individual. Un exemplu bine cunoscut în zoologie îl reprezintă involuţia aparatului digestiv de la *Taenia*, gen din grupul inferior al viermilor laţi. Speciile genului sînt parazite la om şi alte mamifere, fiecare specie de parazit existînd într-o specie gazdă. Lipsa aparatului digestiv este compensată de bogăţia

hranei din intestinul mediu al gazdei pe care parazitul şi-o procură prin osmoză. Această modalitate de evoluţie, prin simplificarea structurilor, realizează o specializare. Involuţia nu deschide perspectiva unui nou plan de organizare al corpului, ci permite exclusiv folosirea mai eficientă, deci cu o cheltuială energetică mai redusă, a condiţiilor speciale ale mediului respectiv. Specializarea este evidentă, ţinînd seama de faptul că organismele respective sînt strîns legate de nişa ecologică restrînsă la care s-au adaptat.

Microevoluţia este acel proces complex de realizare a unor specii noi dintr-o specie ancestrală. La baza sa stă mecanismul evoluţiei divergente, datorat acţiunii selecţiei disruptive care produce eliminarea indivizilor intermediari şi izolarea reproductivă a grupurilor rezultante. Pînă la realizarea izolării reproductive totale între grupurile de indivizi se pot identifica stadii intermediare materializate prin rase ecologice sau rase geografice (subspecii). Delimitarea speciilor poate fi mai mult sau mai puţin clară; pentru ultimul caz cităm situaţia speciilor gemene care se confundă din punctul de vedere al morfologiei indivizilor, fiind însă distincte eco-fiziologic.

Cu alte cuvinte procesul de speciaţie este legat de mecanismul de izolare între grupurile de indivizi corelat cu acţiunea diferenţială pentru aceste grupuri a factorilor modificatori de variabilitate, în special a selecţiei naturale, ceea ce conduce la divergenţe evolutive şi separarea de specii noi. Ideea modalităţilor de izolare a comunităţilor de indivizi aparţinînd unei specii este criteriul fundamental pentru a se recunoaşte două căi esenţiale în producerea unor specii noi: speciaţia alopatrică şi simpatrică.

Speciaţia alopatrică sau geografică se desfăşoară datorită izolării spaţiale a grupelor de populaţii şi a diferenţierii lor prin acţiunea specifică a selecţiei naturale pentru fiecare grup. Într-un areal larg selecţia acţionează în genere diferit, datorită condiţiilor specifice fiecărei zone. Acţiunea sistematică a selecţiei de modificare a unităţilor subspecifice este însă în mare măsură contracarată de fluxul genetic. Cu cît rata migraţiilor între populaţii este mai intensă, cu atît diferenţele tind să se şteargă. Un număr mare de specii cu

Scanned with OKEN Scanner

areal larg şi continuu prezintă totuşi diferenţieri în morfologia indivizilor aparţinînd diferitelor subspecii. Deşi fluxul genetic este prezent, se poate observa un fenomen de diferenţiere a populaţiilor speciei. Accentuarea izolării dintre subspecii, adică întreruperea fluxului genetic, în condiţiile menţinerii acţiunii diferenţiate a selecţiei naturale, va conduce, probabil, dacă bariera apărută se menţine suficient de mult timp, la formarea unor specii noi.

În literatura de specialitate se obişnuieşte să se citeze o serie de cazuri devenite clasice pentru speciaţia alopatrică. Ne permitem să prezentăm alte două exemple la fel de interesante avînd însă avantajul că se referă la organisme animale din ţara noastră. Ele sînt analizate de P. Bănărescu în lucrarea sa, din 1973: „Principiile şi metodele zoologiei sistematice". Unul se referă la o specie endemică de peşti: *Sabanejewia romanica*, care populează sudul Transilvaniei, Oltenia şi vestul Munteniei, fiind formată dintr-o rasă izolată din specia înrudită *S. aurata* cu repartiţie euro-asiatică. *Sabanejewia romanica* a fost descoperită în anul 1943 de către M. Băcescu. Al doilea exemplu se referă la lostriţă (*Hucho hucho*), peşte endemic pentru bazinul Dunării care s-a format prin izolare geografică din specia siberiană *H. taimen*.

Speciaţia simpatrică este a doua modalitate de geneză a speciilor noi. Procesul se realizează prin mecanisme specifice de izolare reproductivă a indivizilor în interiorul aceluiaşi areal (simpatric=areal comun). Izolarea simpatrică se realizează fie comportamental (prin preferarea unui anumit partener reproductiv) fie ecologic. Această din urmă modalitate poate îmbrăca două variante: izolare ecologică sezonieră (momente diferite de reproducere) şi izolare ecologică de habitat (reproducere în habitate diferite ale aceluiaşi ecosistem). Am prezentat în capitolul: „Populaţia şi specia" cîteva exemple citate din lucrarea lui P. Bănărescu (1973): izolarea sezonieră de la speciile gemene de *Rana ridibunda* şi *R. esculenta* şi izolarea de habitat la cele patru specii de *Gobio* din rîurile noastre.

Speciaţia simpatrică, în afara mecanismelor citate se poate realiza şi prin poliploidizare, numită impropriu hibridizare.

Scanned with OKEN Scanner

Pentru plante se citează formarea spontană în Siberia a genului amfidiploid *Sorbocotoneaster* (provenit din *Sorbus sibirica* și *Cotoneaster melanocarpa*) ca și cea a speciei amfidiploide *Spartina townsendi* (provenită din specia tetraploidă engleză *S. maritima* și *S. alternifolia* specie pentaploidă americană) apărută în Anglia în anul 1870. P. Bănărescu (1973) citează din literatură o serie întreagă de cazuri de speciație prin poliploidizare în regnul animal întîlnită mai ales la animale hermafrodite sau partenogenetice. La speciile cu sexe separate geneticianul H. Müller (1925) a arătat că poliploidizarea deranjează determinismul genetic al sexului. Dintre cazurile de specii poliploide se citează: turbelariatul *Dendrocoelum infernale*, (tetraploid), izopodul *Trichoniscus* (o specie tetraploidă), ortopterul *Saga pedo* (poliploidie complexă). Trebuie remarcat faptul că nu toate speciile rezultate prin poliploidizare sînt actual simpatrice cu genitorii deși în momentul formării lor condiția a fost necesară.

Speciația simpatrică ecologică și comportamentală, mai puțin cea prin poliploidizare, sînt modalități de geneză a speciilor foarte controversate.

Macroevoluția sau evoluția filetică va fi prezentată în desfășurarea ei concretă pentru regnul animal în capitolul următor. În rîndurile de față ne limităm numai la schițarea cîtorva caracteristici.

Evoluția taxoanelor mari (ordine, clase, încrengături) nu s-a realizat cu aceeași viteză în cursul erelor geologice. S-a constatat că, în general, grupurile primitive au evoluat mai lent în raport cu cele evoluate. Desigur că este greu a se trage o concluzie de ansamblu asupra unui proces atît de complex. Pentru a se putea analiza acest fenomen este necesar a se stabili un standard în ceea ce privește ritmul procesului evolutiv. În 1944 G. G. Simpson descrie două ritmuri extreme de desfășurare a procesului evolutiv: *tahitelice* (rapide) și *braditelice* (lente). Față de acestea există un ritm mediu *horotelic*.

Lui Linné îi datorăm descrierea din apele Atlanticului american a unui crustacee foarte ciudat, ca o fantezie de Ev Mediu. Pe acest monstru cuirasat și dotat cu un țep caudal

puternic el l-a numit *Limulus*. Abia mai tîrziu au înțeles zoologii că genul descris de Linnè este un reprezentant actual al xifosurelor, un grup vechi de crustacee din care cea mai mare parte a pierit în paleozoic. S-a constatat de asemenea că *Limulus* seamănă foarte bine cu strămoșii săi paleozoici, ca și cum timpul s-ar fi oprit în loc pentru el. Explicația este că mediul său de viață este aproape același cu al strămoșilor paleozoici: ape litorale calde și bogate în hrană, mai ales în moluște. În tot timpul scurs din paleozoic pînă astăzi asupra lui a acționat selecția naturală de tip stabilizator. Există multe exemple de schimbări minime în lumea animală din cauza manifestării unor condiții similare cu cele inițiale. Astfel de exemple le întîlnim în rîndul multor brachiopode. Se mai pot cita: molusca *Neopilina* din grupul monoplacoforelor, onicoforele cu genul *Peripatus* cît și ciudatul pește *Latimeria chalumne* din grupul crossopterigienilor.

Acestea sînt exemple de ritm braditelic constant în cursul existenței organismelor citate. În mod normal evoluția se desfășoară cu un ritm horotelic. Așa cum arată G. G. Simpson, în lucrarea sa: *The major features of evolution* („Caracteristicile majore ale evoluției"), trecerea unor grupe de la un ritm lent la un ritm rapid (horotelic) se realizează practic printr-un ritm extrem de înalt — tahitelic. Un exemplu îl constituie evoluția strămoșilor vertebratelor terestre. Acestea au avut ca strămoși pe crossopterigieni al căror ritm de evoluție a fost foarte lent. Deși crossopterigienii aproape că nu s-au schimbat în lunga lor existență de circa 135 milioane ani, ramura tahitelică a format în circa 10 milioane ani un nou tip de organizare: cel al amfibienilor. Un alt exemplu îl constituie genul de gasteropode fosile *Valenciennesia* a cărui evoluție s-a produs în răstimpul în care unul dintre caii fosili, *Hipparion gracile* nu a suferit modificări sesizabile.

În cazul evoluției horotelice acționează de obicei selecția direcțională care permite modificarea calităților într-o direcție în funcție de mediul modificat. Este evident că ritmul acestor modificări crește extrem de mult în situația evoluției tahitelice. Astfel de ritmuri se manifestă ca adevărate salturi în evoluția organismelor.

Scanned with OKEN Scanner

X. MACROEVOLUȚIA REGNULUI ANIMAL

Astăzi lumea animală cuprinde peste două milioane de specii. Acest număr a crescut treptat în lungul erelor geologice, cu unele intermitențe datorate dispariției unor grupuri de animale. Analiza diversificării regnului animal pare deci, de la început, o sarcină extrem de dificilă, chiar dacă este limitată numai la urmărirea ei din punctul de vedere al macroevoluției.

Biologii consideră astăzi că evoluția organismelor este un „compromis" între cerințele adaptative ale condițiilor de mediu (selecția naturală) și impunerea întîmplătoare a unor caracteristici datorate mutațiilor, recombinărilor, migrațiilor, selecției sexuale și driftului genetic. Din această cauză nu orice trăsătură a unei specii oglindește o adaptare.

Prin *adaptare* se înțelege o caracteristică morfo-fiziologică, ecologică sau comportamentală ce se poate recunoaște la indivizii speciei sau la unitățile supraindividuale și care permite o supraviețuire preferențială. O sensibilitate olfactivă sau vizuală mai ridicată pentru un mamifer terestru, care îi permite să-și depisteze mai repede prada sau dușmanul constituie o adaptare în egală măsură ca și numărul de ouă din cuibul unei păsări, care conferă o densitate concordantă cu hrana disponibilă sau ca și diviziunea muncii între castele insectelor sociale. Cu toată imperfecțiunea procesului evolutiv, selecția naturală reușește să impună un caracter în cea mai mare măsură adaptativ, deși nu urmează întotdeauna „strategia optimă". „Compromisul" realizat este datorat diferitelor cauze. Se poate, de exemplu, ca un fenotip, deși include o serie de caractere net superioare, să cuprindă și

caractere extrem de nefavorabile. Selecţia „renunţă“ la un astfel de fenotip păstrînd un altul format din caractere medii din punct de vedere adaptativ, dar care, reunite permit o supravieţuire mai ridicată a purtătorilor. În stocul de caractere selectate se pot înregistra şi unele caractere neutre cît şi unele care pot fi mai mult sau mai puţin dezavantajoase.

Adaptarea este o noţiune fundamentală pentru evoluţie, însăşi organizarea sistemică în unităţi populaţionale şi specii fiind un rezultat adaptativ. Diversitatea extraordinară a fenomenului adaptativ este grupată de către G. G. Simpson în următoarele patru categorii mari:

1 — adaptări faţă de factorii abiotici ai mediului, ca de exemplu toleranţele caracteristice speciilor şi grupurilor de populaţii (subspecii şi rase ecologice) la diferiţi factori abiotici (temperatură, chimism al mediului etc.);

2 — adaptări faţă de factorii biotici interspecifici, ca de exemplu culori de protecţie şi avertizare, arme de apărare şi atac etc.;

3 — adaptări la interacţiunea organismelor din aceeaşi specie; de exemplu trăsături morfologice şi comportamentale caracteristice reproducerii ca şi acţiunii de grup a indivizilor unei specii;

4 — adaptări individuale care permit o corelaţie a factorilor interni concretizată prin reacţia unitară (integrată) a organismului şi făcînd posibilă manifestarea celorlalte trei categorii anterioare. O serie de biologi (Corset, 1931; Cuènot 1951) au numit această categorie cu termenul de *coaptaţii*.

1. Problema *toleranţei factorilor abiotici* a fost analizată în anul 1911 de Victor Shelford, în studiul intitulat: „*Physiological animal geography*“ („Geografia fiziologică a animalelor“). Pe baza legii minimului a lui Justus Liebig (1840) şi a conceptului factorilor limitativi, datorat lui F. Blackman (1905), Victor Shelford elaborează *legea toleranţei* prin care se prevede că o specie se poate manifesta numai între anumite limite ale factorilor de mediu, pentru care s-a adaptat şi nu la orice valori ale acestora. Domeniul de valori acceptate, limitat de o valoare minimă şi una maximă, formează ampli-

Scanned with OKEN Scanner

tudinea de toleranță caracteristică. Speciile cu amplitudini largi sînt euribionte, putînd fi întîlnite în zone geografice foarte diferite, în timp ce speciile cu amplitudini restrînse sînt stenobionte, limitate ca areal. În cadrul amplitudinii de toleranță, indivizii speciei se manifestă diferit existînd trei categorii de clase de valori. În zona celor două extreme (minimă și maximă), deci spre valorile limită tolerate de specie, indivizii își sistează procesele de creștere și dezvoltare, avînd numai capacitatea de a supraviețui. Aceste două grupuri de valori extreme sînt cunoscute sub numele de *pessimum*, adică cele mai rele. Spre interiorul amplitudinii de toleranță, deci dincolo de limita de *pessimum*, indivizii speciei au condiții favorabile pentru creștere, dar nu se maturează reproductiv. Acestea sînt două zone de valori de clasă medie pentru toleranță. În sfîrșit, există și o zonă de valori centrală, încadrată de cele două clase medii, cunoscută sub numele de *optimum*, adică „cea mai bună". În zona acestor valori indivizii speciei cresc, se maturează, avînd deci condițiile de a da naștere la urmași.

2. *Factorii biotici interspecifici* formează un complex de opt categorii de interacțiuni: neutralismul, concurența, protocooperația, mutualismul, comensalismul, amensalismul, parazitismul și prădătorismul. Cu excepția neutralismului, acționează ca factori de selecție, care impun o serie de adaptări specifice. Paraziții, de exemplu, sînt caracterizați prin formațiuni de fixare și de exploatare a gazdei și prezintă un ciclu de viață legat de gazdele lor. Animalele utilizate ca hrană de prădători adoptă diferite strategii de apărare: homocromia, mimetismul batesian (semănînd cu un organism cu gust neplăcut), acuitate senzorială, rapiditate în mișcare etc.

3. *Interacțiunea organismelor din aceeași specie* generează *selecția de grup*, o altă categorie majoră de selecție naturală. Ea dă naștere la *adaptări datorate vieții în grup*.

a. Cele mai caracteristice par a fi adaptările de *specializare a diferitelor caste și vîrste* pentru insectele cu viață so-

cială (ca de exemplu himenopterele şi izopterele). Nu numai diviziunea muncii trebuie menţionată, dar şi alte activităţi care relevă manifestarea coloniei ca un sistem integrat. De exemplu acţiunea de reglare a temperaturii stupului de către colonia de albine, vara prin ventilaţie — datorită bătăilor aripilor la care participă un număr de lucrătoare, iarna prin aglomerarea indivizilor.

b. Adaptări ale vieţii de grup sînt realizate în *organizarea turmelor, cîrdurilor şi stolurilor* care se pot identifica la diferite specii de vertebrate şi care facilitează migraţia, obţinerea hranei sau apărarea de prădători.

c. O altă categorie de *adaptări se manifestă între generaţia parentală şi descendenţă*, mai ales între organismul matern şi progenitură. La mamiferele evoluate au apărut placenta şi ritmuri sincrone de dezvoltare a embrionului şi diferite formaţiuni materne, iar la alte organisme (la unele artropode şi peşti) a apărut ovoviviparitatea. Comportamentul specific al părinţilor de hrănire sau apărare a descendenţei reprezintă o adaptare din aceeaşi categorie.

d. *Relaţiile dintre indivizii din sexe diferite, în vederea reproducerii*, au condus la elaborarea unei serii întregi de alte adaptări de la *concordanţe morfologice şi fiziologice ale aparatelor reproductive* pînă la elaborarea unor mecanisme de semnalizare şi recunoaştere a sexelor (glande odorante, comportament specific ca de exemplu dansuri nupţiale, cîntec la păsări, ca şi trăsături morfologice de felul penajului bogat, cu un colorit specific etc.).

e. *Tot în vederea reproducerii*, la foarte multe vertebrate şi nevertebrate se desfăşoară *relaţii specifice între indivizii de acelaşi sex*, cum sînt luptele dintre masculi, care au condus la elaborarea de adaptări foarte variate (Aceasta este considerată o a cincea categorie a fenomenului adaptiv).

Dacă pentru celelalte categorii este mai puţin vizibilă conlucrarea selecţiei naturale cu alţi factori evolutivi în elaborarea adaptărilor respective, la ultimile două (relaţii dintre sexe şi dintre indivizii de acelaşi sex) este foarte evident faptul că adaptările s-au realizat cel puţin prin interacţiunea dintre selecţia naturală şi sexuală.

Scanned with OKEN Scanner

Aceste cinci categorii de adaptări, datorate relaţiilor intraspecifice, au fost numite de S. A. Severţov (1951) *congruenţe* sau concordanţe între morfofiziologia şi ecologia indivizilor implicaţi. K. M. Zavadski (1963) consideră adaptările datorate relaţiilor intraspecifice ca fiind legate de asigurarea desfăşurării procesului reproductiv, fiind determinate de *relaţii fundamentale* şi *relaţiile derivate*. La cele din urmă el include, de exemplu, relaţiile intraspecifice ce asigură autoreglarea numerică a unei populaţii locale, dintre care cele mai caracteristice sînt cele de canibalism, mecanism evidenţiat de Chapman în 1928 la populaţiile de *Tribolium*.

Adaptările din cele trei categorii majore (*1—3*) citate de G. G. Simpson sînt legate mai mult sau mai puţin de procesul evoluţiei de specializare. Parţial şi cea de-a patra categorie de adaptări (*4*) se manifestă similar. Diversificarea unui tip nou de organizare al regnului animal, cum este de exemplu cel al mamiferelor, a însemnat de fapt un proces de evoluţie de specializare. Mamiferele s-au diversificat în funcţie de regimul de hrană şi de mediul de viaţă, fiecare grup rezultat fiind beneficiarul unor adaptări care permit indivizilor purtători să se manifeste ca nişte sisteme integrate eficiente. Dar pentru ca procesul de specializare să se poată desfăşura a fost necesar de fiecare dată realizarea în prealabil a unui nou *tip de organizare individual*, adaptare complexă datorată evoluţiei progresive. Apariţia unor noi tipuri de organizare şi diversificarea lor majoră constituie adaptări ale macroevoluţiei concretizate în manifestarea unităţilor sistematice supraspecifice. Specializarea mai profundă, legată de apariţia de specii noi şi unităţi infraspecifice este desemnată, aşa cum arătam anterior prin termenul de microevoluţie.

4. Adaptările datorate macroevoluţiei apar grupate deci în a patra categorie citată de G. G. Simpson, manifestîndu-se prin tipurile de organizare individuală şi prin diversificările lor majore.

Noţiunea de *tip de organizare* este datorată celebrului anatomist George Cuvier, care a utilizat-o în conformitate cu

concepţia sa fixistă, considerînd că între tipurile diferite de organizare ale regnului animal nu există relaţii de rudenie. Evoluţionismul a modificat fundamental această concepţie demonstrînd că tipul de organizare este rezultatul evoluţiei progresive, al saltului calitativ de la un plan de organizare anatomo-fiziologic la altul. Tipul de organizare reflectă mai mult sau mai puţin un plan de organizare cu trăsături sintetice în măsura în care poate caracteriza întregul grup de organisme. De obicei se consideră că tipurile fundamentale de organizare ale organismelor animale corespund încrengăturilor, acestea fiind unităţile mari rezultate prin evoluţia divergentă a regnului animal.

Tipurile de organizare nu sînt alcătuite după strategia optimă, încît să reflecte planuri de organizare perfect logice. Cauza constă în faptul că procesul evolutiv operează asupra unor structuri şi funcţii deja existente. În cazul unui nou tip de organizare vor fi surprinse şi formaţiuni care nu au nici o explicaţie din punctul de vedere al utilităţii prezente. Dacă fiecare tip de organizare ar fi constituit, aşa cum presupunea Cuvier, *de novo*, adică de la început, evident că biologii ar avea simplificat mult domeniul lor de lucru putînd sesiza cu uşurinţă corelaţiile dintre diferitele manifestări ale subsistemelor individuale.

Înainte de a analiza problema diversificării tipurilor de organizare ale lumii animale este necesar să subliniem o caracteristică importantă a procesului macroevoluţiei oricărui grup de organisme. În perioadele geologice cele mai vechi, precambiene, anterioare deci paleozoicului, numărul de unităţi sistematice existente pe planeta noastră (ca de exemplu genuri, familii etc.) era redus. În intervale egale de timp ale istoriei geologice numărul acestor unităţi a început să fie tot mai mare, lumea vie evoluînd exploziv pe calea diversificării. George Gaylord Simpson arată de exemplu că în cursul paleozoicului ar fi apărut circa 350 de genuri de gasteropode, în mezozoic au apărut 490, deşi această eră este aproximativ de două ori mai scurtă ca durată faţă de paleozoic. În terţiar au apărut 710 genuri noi de gasteropode, cu toate că durata lui este aproximativ de două ori

Scanned with OKEN Scanner

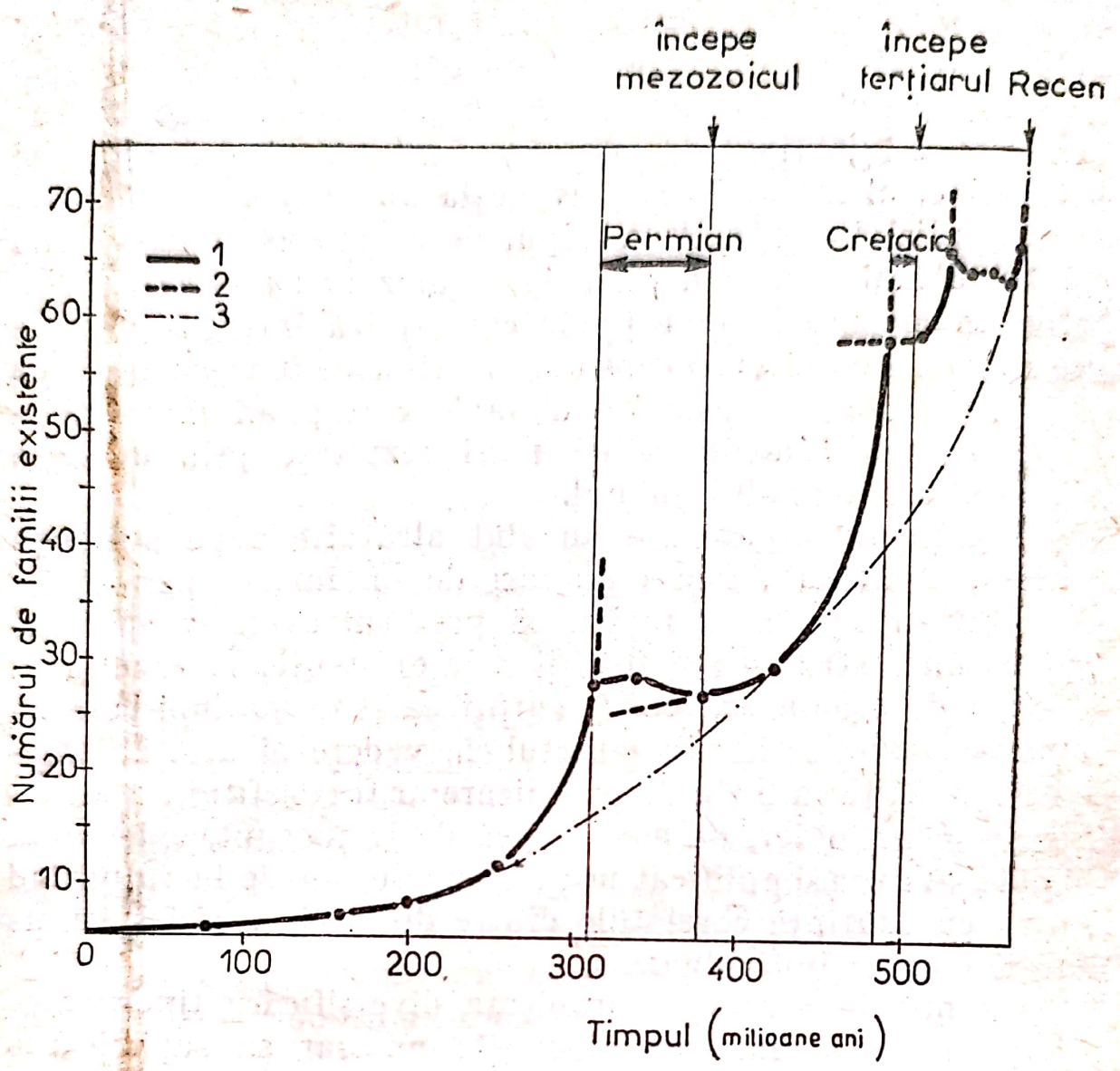


Fig. 20. — Evoluția explozivă a numărului de familii aparținînd ordinului *Foraminifera* (încrengătura protozoare) în cursul erelor geologice; 1 — numărul de familii prezente la timpul indicat; 2 — numărul posibil dacă evoluția ar fi continuat cu același ritm; 3 — curba evoluției globale a ordinului (grafic original întocmit după datele din tratatul lui Loeblich și Tappan, 1964).

mai mică decît a mezozoicului și de cinci ori mai redusă decît a paleozoicului.

Nu numai numărul unităților sistematice noi, dar și al celor existente într-o eră geologică se comportă după aceeași regulă a creșterii exponențiale. Astfel, dacă vom analiza ca-

zul foraminiferelor, organisme unicelulare cu cochilie, pentru care există evidenţe fosile relativ complete, vom constata că la sfîrşitul paleozoicului au existat 26 de familii, la sfîrşitul mezozoicului 56, iar astăzi trăiesc în mări şi oceane circa 63 de familii. În figura 20 am prezentat evoluţia foraminiferelor ca număr de familii, utilizînd datele cumulate în tratatul lui Loeblich şi Tappan. Concluzia noastră este că evoluţia acestui grup se desfăşoară, din punctul de vedere al diversificării, după o curbă exponenţială de tip $N=ab^t$, în care N este numărul de familii, t — timpul, iar a şi b două constante. Este interesant de subliniat faptul că evoluţia nu se desfăşoară cu acelaşi ritm. Fiecărei ere îi este caracteristică o anumită dezvoltare, ritmul devenind mai alert în era următoare materializat printr-o curbă mai strînsă. Utilizînd constanta b pentru măsura ritmului diversificării se va observa că în mezozoic acesta a crescut de circa o dată şi jumătate faţă de paleozoic, în terţiarul vechi se păstrează un ritm similar deşi se porneşte de la un număr de familii mai mare decît la începutul mezozoicului (56 faţă de 23). În cuaternar, ritmul este de 35 de ori mai mare decît în paleozoic. Pe de altă parte, la începutul fiecărei ere, se observă o uşoară scădere a numărului de familii din cauza celor dispărute la sfîrşitul erei anterioare, prin schimbarea complexului de factori ecosistemici, ţinînd atît de modificări ale condiţiilor abiotice, cît şi de apariţia unor noi concurenţi şi prădători.

Creşterea ritmului general al evoluţiei este o problemă controversată a cărei explicaţie ar părea să fie în principal ecologică. În perioada archeozoică, iniţială, pentru evoluţia lumii vii pe planeta noastră, grupele de organisme erau mai puţin specializate ecologic. Mediul de viaţă (Oceanul Primar) se împărţea în cîteva nişe ecologice. Evoluţia a însemnat trecerea de la folosirea extensivă la cea intensivă a mediului de viaţă. Specializări ecologice tot mai perfecţionate înseamnă de fapt posibilitatea ca mai multe organisme să trăiască în acelaşi teritoriu. Procesul poate fi asemănat cu „evoluţia" unei biblioteci ştiinţifice. La început se cumpără pentru bibliotecă toate cărţile existente, în aşa fel ca să se acopere întreaga tematică urmărită. Ulterior se înlocuiesc treptat

cărţile iniţiale cu altele mai noi sau mai valoroase pentru tema respectivă, care dau mai multe detalii etc. Cărţile specializate „concură" şi „elimină" cărţile prea generale, iar acelaşi subiect va fi împărţit între mai multe lucrări specializate. Revenind la evoluţia biologică astfel se poate explica de ce astăzi coexistă pe Pămînt specii aparţinînd diferitelor tipuri de organizare, de la unele foarte simple, ca unicelularele, pînă la cele foarte complexe, aşa cum sînt artropodele sau vertebratele. În cadrul fiecărui tip de organizare s-au produs treptat perfecţionări, în măsura permisă de planul de organizare respectiv. Aşa se explică de ce, pentru o unitate sistematică majoră (ordin, clasă, încrengătură) cu o vechime mare, grupele mai vechi care o compun, apărute primele, au dispărut aproape în întregime. Fie speciile mai puţin specializate au fost înlocuite de altele mai perfecţionate, grupul continuînd să existe, fie grupul a dispărut în întregime, fiind înlocuit de grupuri noi ale aceleiaşi unităţi sistematice majore. Înţelegem astfel dispariţia unui număr mare de grupuri ca de exemplu trilobiţii (artropode primitive) în cursul paleozoicului, stingerea amoniţilor (dintre moluştele cefalopode) la sfîrşitul cretacicului sau dispariţia grupului primitiv de mamifere creodonte la sfîrşitul terţiarului. Dintre grupurile primitive au reuşit însă uneori să supravieţuiască specii care au găsit „refugii" ecologice, nişe puţin modificate.

Procesul evoluţiei a însemnat deci o acută luptă pentru ocuparea nişelor ecologice ale diferitelor nivele trofice. Lumea animală, specializată pentru o nutriţie heterotrofă, şi-a disputat locurile pe arena existenţei pentru nivelele trofice de consumatori (ierbivore, carnivore de diferite nivele, cît şi ca detritrivore). De exemplu selacienii (rechinii), cunoscuţi drept carnivore marine de vîrf, au început cucerirea mărilor şi oceanelor abia de la sfîrşitul perioadei devoniene cînd fioroşii peşti placodermi din grupul artrodirilor se sting lăsînd neocupat pe moment acest nivel trofic.

Relaţiile filogenetice dintre diferitele tipuri de organizare pe care le întîlnim astăzi în regnul animal s-au reconstituit cu mari dificultăţi prin faptul că strămoşii tuturor unităţilor sistematice majore au dispărut în trecutul geologic ca

Scanned with OKEN Scanner

forme neperfecționate. Pentru lămurirea relațiilor de înrudire dintre diferite unități sistematice un rol deosebit, pe lîngă cercetările paleontologice, l-au jucat cele embriologice grupate în jurul legii biogenetice fundamentale, datorată mai multor cercetători din secolul trecut, cunoscută și sub numele de *legea Müller-Haeckel*. Cei doi biologi au formulat-o în 1864 și respectiv 1866. Este celebra prezentare succintă pe care i-o face Haeckel sub forma aforismului: *ontogenia (dezvoltarea embrionară)* este *o recapitulare simplificată și rapidă a filogeniei (istoriei evolutive a grupului din care individul face parte)*. Procesul recapitulării ontogenetice este simplificat, pentru că embrionul nu seamănă cu adulții strămoșilor, ci cu embrionii acestora. Pe de altă parte, cu cît grupele strămoșești sînt mai îndepărtate filogenetic cu atît structurile lor caracteristice apar mai schițat la embrionul evoluat. În același timp, recapitularea este rapidă, deoarece în unități mici de timp embrionul parcurge faze îndelungate de evoluție filetică. Fazele cele mai îndepărtate (tipurile de organizare cele mai vechi) sînt cele mai comprimate.

Aplicarea legii biogenetice fundamentale a arătat că organismele evoluate, nevertebrate superioare și vertebrate, manifestă în ontogenie stadiile importante ale evoluției filogenetice a regnului animal (fig. 21). Stadiul inițial, de ou, este unicelular, atestînd faptul că strămoșii metazoarelor (animalelor pluricelulare) au fost protozoare. Diviziunea oului conduce la formarea unui embrion, cunoscut sub numele de *morulă*, alcătuit dintr-un bloc sferic de celule fără spații intermediare. Prin diviziunea continuă a celulelor, acestea se îndepărtează de centrul sferei care rămîne liber. Un astfel de embrion sferic cu celulele constituind peretele extern, iar în centru cu un spațiu acelular (*blastocel*) este numit *blastulă*. Organisme animale cu un plan de organizare similar morulei și blastulei nu se cunosc. Din blastula cu un singur strat de celule se formează un embrion cu două straturi (ectoderm și endoderm) numit *gastrulă*. Ea prezintă o cavitate căptușită de endoderm, cunoscută sub numele de *arhenteron*, care corespunde la exterior printr-un orificiu numit *blastopor*. În regnul animal se cunosc ca organisme diblaste (cu două straturi

Scanned with OKEN Scanner

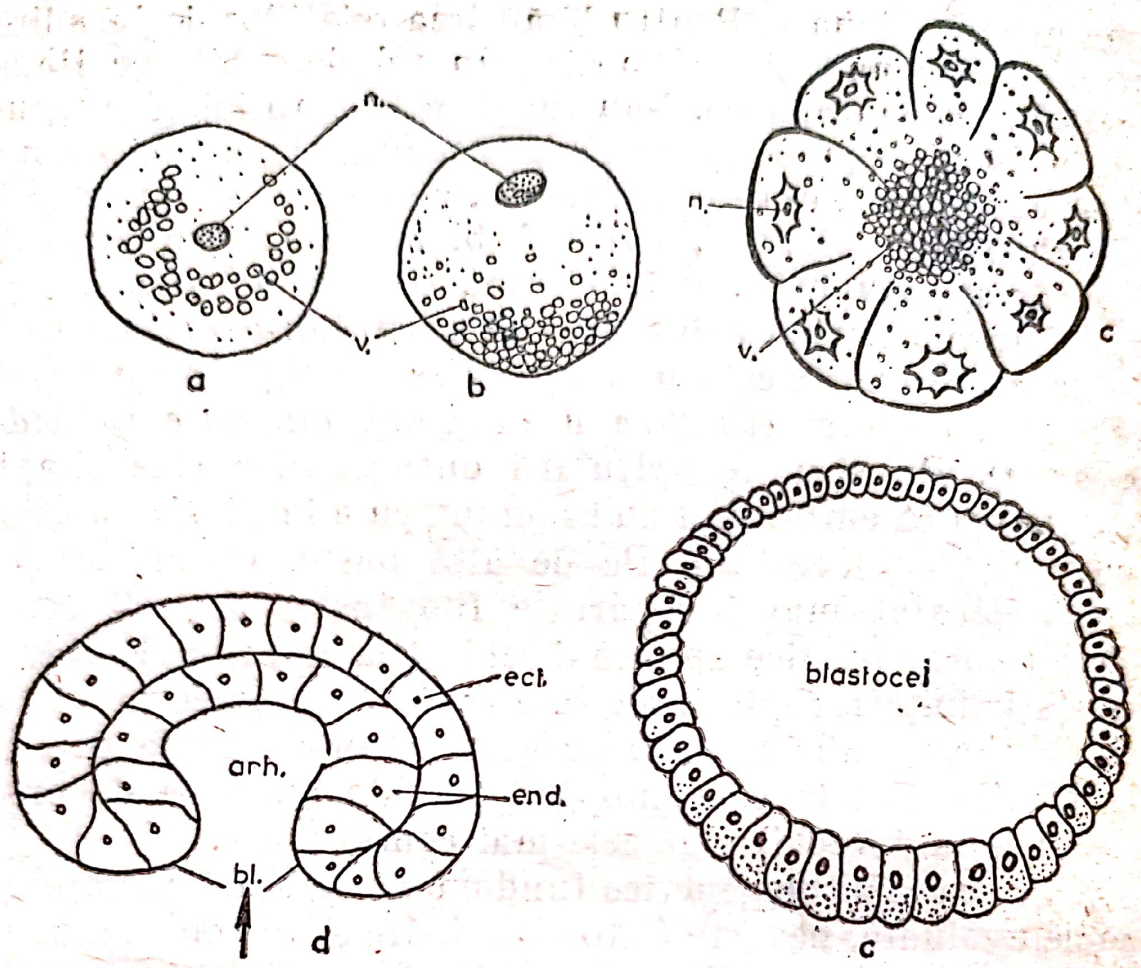
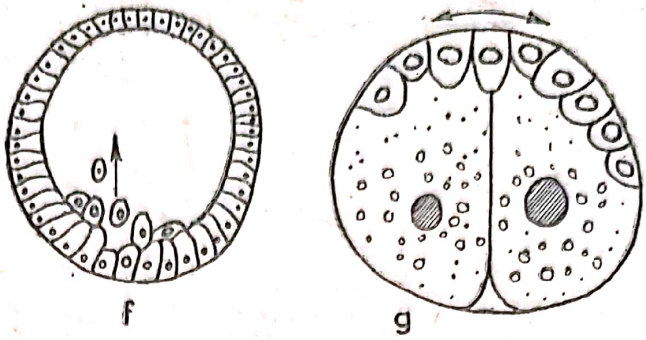
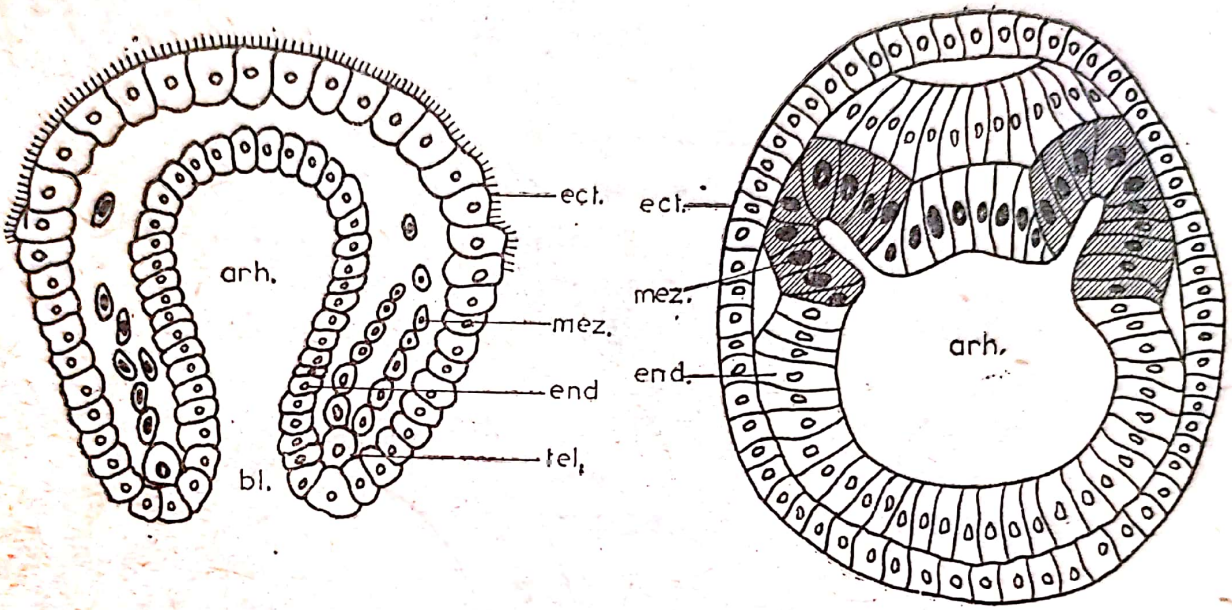


Fig. 21. — Stadii ontogenetice în dezvoltarea metazoarelor: **a** — ou (homolecit) de stea de mare; **b** — ou (telocit) de dafnie; **c** — morulă (de crab); **e** — blastulă (la *Amphioxus*); **d** — gastrulă prin invaginare; **f—g** — proces de gastrulaţie: **f** — prin imigrare, **g** — prin delaminare; **h—i** — formarea mezodermului: **h** — la protostomieni (*Limnaea*); **i** — la deuterostomieni (*Amphioxus*); arh. — arhenteron; bl. — blastopor; ect. — ectoderm; end. — endoderm; mez. — mezoderm; tel. — telolecite; v. — vitelus. Săgeata indică direcţia de evoluţie a procesului gastrulaţiei.

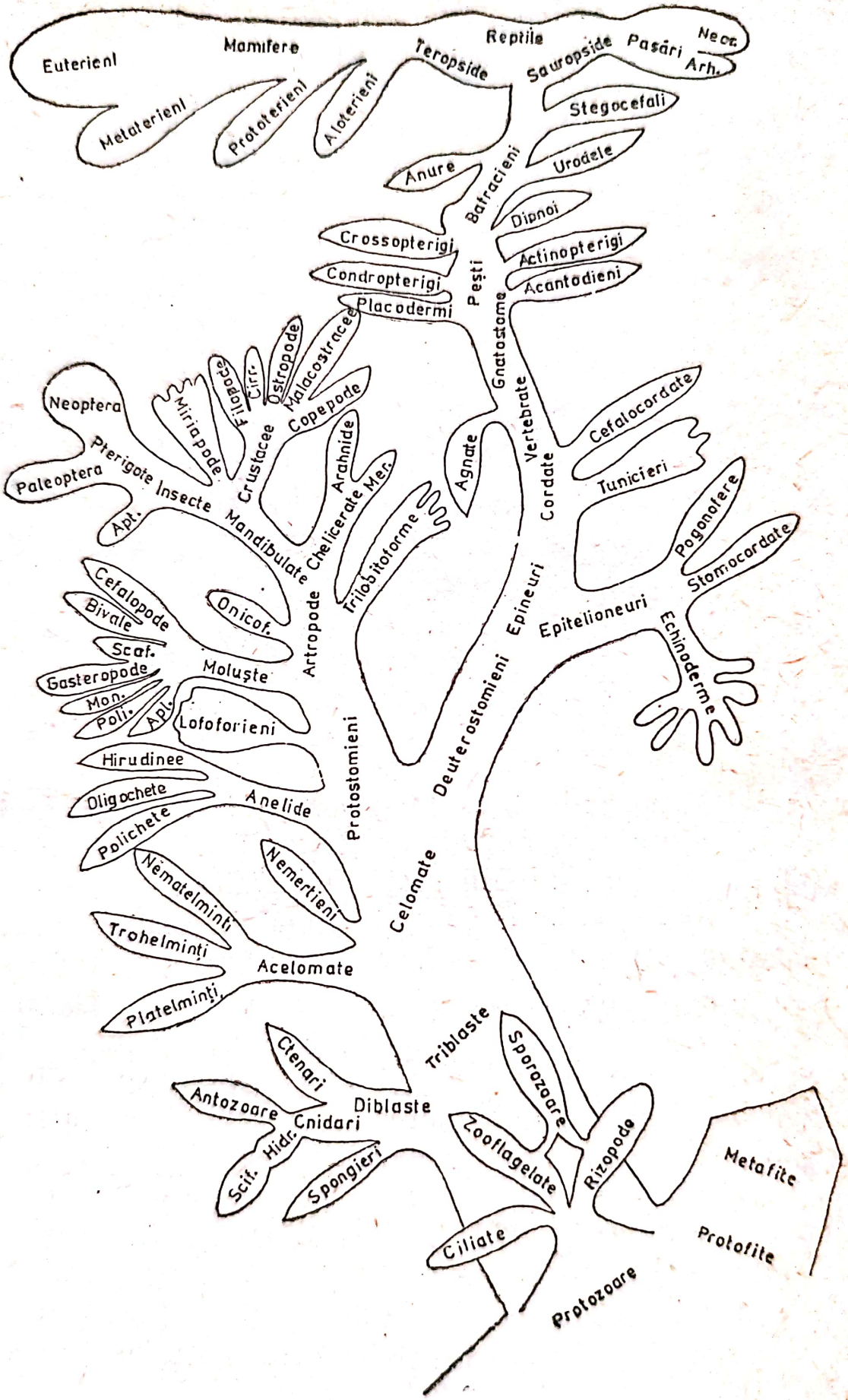
---

celulare) spongierii şi celenteratele. Din organisme diblaste vechi au luat naştere triblastele, caracterizate prin formarea *mezodermului*, strat de celule intercalat între ectoderm şi endoderm. Triblaştele primitive sînt *acelomate*. Dintre organismele animale cu un astfel de tip de organizare se cunosc viermii platelminţi, nematelminţi şi trohelminţi. La triblastele evo-





luate celulele mezodermice formează pereții unor cavități interne cunoscute sub numele de *celom*. Triblastele celomate au evoluat în două direcții mari, unele fiind protostomiene celelalte deuterostomiene. La protostomieni, orificiul embrionar (blastoporul) dă naștere la orificiul bucal, în timp ce la deuterostomieni acesta se formează secundar. Organisme protostomiene sînt viermii anelizi, lofoforienii, moluștele și artropodele. Ca deuterostomieni sînt cunoscuți: echinodermele, stomocordatele, pogonoforele și grupul cordatelor cu tunicierii, cefalocordatele și vertebratele. *Relațiile filogenetice dintre grupele de animale sînt reprezentate sub forma unui arbore filogenetic (fig. 22), în care ramurile indică direcțiile mari evolutive iar frunzele, unitățile sistematice rezultate ale acestei evoluții.* (Primul arbore filogenetic a fost schițat de către E. Haeckel). Grupările sistematice sînt însoțite de un


Euterieni
Mamifere
Metaterieni
Prototerieni
Aloterieni
Teropside
Reptile
Sauropside
Pasări
Neor.
Arh.
Stegocefali
Urodele
Anure
Batracieni
Dipnoi
Actinopterigi
Acantodieni
Crossopterigi
Condropterigi
Placodermi
Pești
Gnatostome
Vertebrate
Cordate
Cefalocordate
Tunicieri
Pogonofere
Stomocordate
Neoptera
Miriapode
Filopode
Cirr.
Ostropode
Malacostracee
Copepode
Crustacee
Arahnide
Mer.
Chelicerate
Pterigote
Insecte
Paleoptera
Apt.
Mandibulate
Agnate
Trilobitoforme
Artropode
Cefalopode
Bivale
Scaf.
Gasteropode
Mon.
Poli.
Apl.
Onicof.
Moluște
Lofoforieni
Hirudinee
Oligochete
Polichete
Anelide
Protostomieni
Nematelminți
Nemertieni
Trohelminți
Platelminți
Acelomate
Celomate
Deuterostomieni
Epineuri
Epitelioneuri
Echinoderme
Ctenari
Antozoare
Cnidari
Hidr.
Scif.
Spongieri
Diblaste
Triblaste
Sporozoare
Zooflagelate
Rizopode
Ciliate
Protozoare
Metafite
Protofite

indice numeric ceea ce va înlesni urmărirea relaţiilor filetice.

1. *Primul tip de organizare din regnul animal* apărut în Oceanul Primar aparţine *protozoarelor* (fig. 23, a-c). Este sigur faptul că acest tip a suferit, în lungul interval geologic care s-a scurs pînă astăzi, o serie de perfecţionări ale structurilor sale subcelulare. Din nefericire aceste procese rămîn necunoscute în cea mai mare măsură iar biologii sînt siliţi să caracterizeze protozoarele după formele existente astăzi.

Protozoarele sînt grupate după modul de locomoţie în patru clase: flagelate, amibe (*Rhizopodae*), ciliate şi sporozoare, ultima avînd reprezentanţi exclusiv paraziţi şi modalităţi de locomoţie foarte diferite. Se pare că strămoşii flagelatelor sînt strămoşii regnului animal şi vegetal, astăzi cunoscîndu-se fitoflagelate cu plastide fotosintetizante similare plantelor (de exemplu *Euglena viridis*) şi zooflagelate, cu asimilaţie heterotrofă specific animală. Din strămoşii zooflagelatelor s-au desprins, probabil, patru ramuri evolutive: zooflagelatele, rizopodele, ciliatele şi metazoarele. Prin evoluţie convergentă din zooflagelate şi amibe s-au format sporozoarele.

2. Problema originii *metazoarelor* a fost şi este încă mult discutată de către zoologi. Se pare că dintre vechile zooflagelate anterioare paleozoicului o serie de specii au evoluat în direcţia asocierii indivizilor în colonii. O creştere a integralităţii coloniale a permis formarea unor organisme monoblaste de tipul blastulei. Dintre celulele flagelate, o serie s-au transformat migrînd în interior şi alcătuind endodermul. În timp ce ectodermul este mai mult sau mai puţin caracterizat prin celule flagelate, cele endodermice au evoluat prin pierderea flagelului şi transformarea în amibe. Acest ipotetic stră-

---

← Fig. 22. — Arborele filogenetic al regnului animal; Arh. — *Arheornites*; Apl. — *Aplacafore*; Apt. — *Apterigote*; Cirr. — *Cirripede*; Hidr. — *Hidrozoare*; Mer. — *Merostomacee*; Mon. — *Monoplacofore*; Neor. *Neornites*; Oricof. — *Oricofore*; Poli. — *Pliplacofore*; Scaf. — Scafopode; Scif. — *Scifozoare* (după P. P. Grossé), 1961.

Scanned with OKEN Scanner

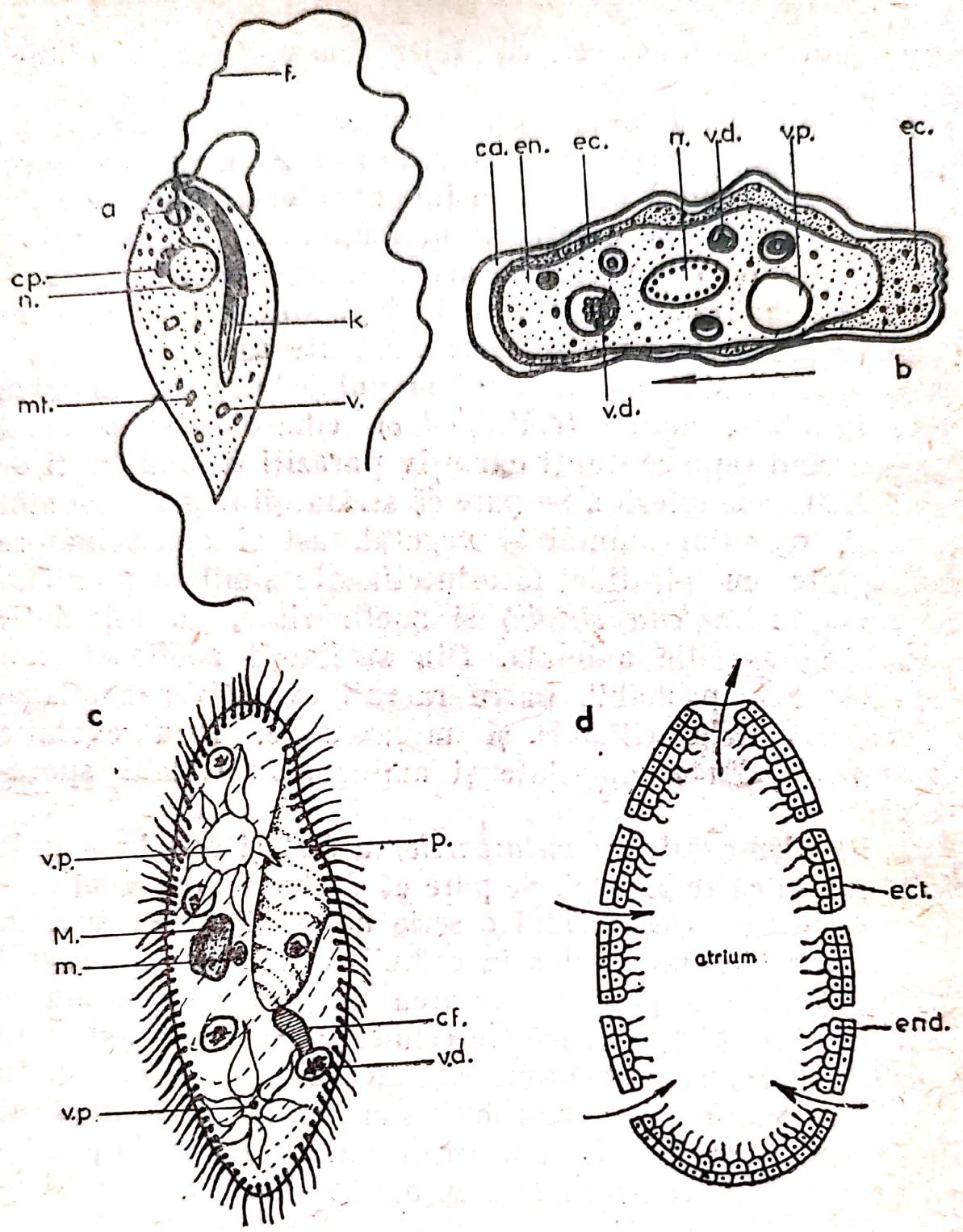


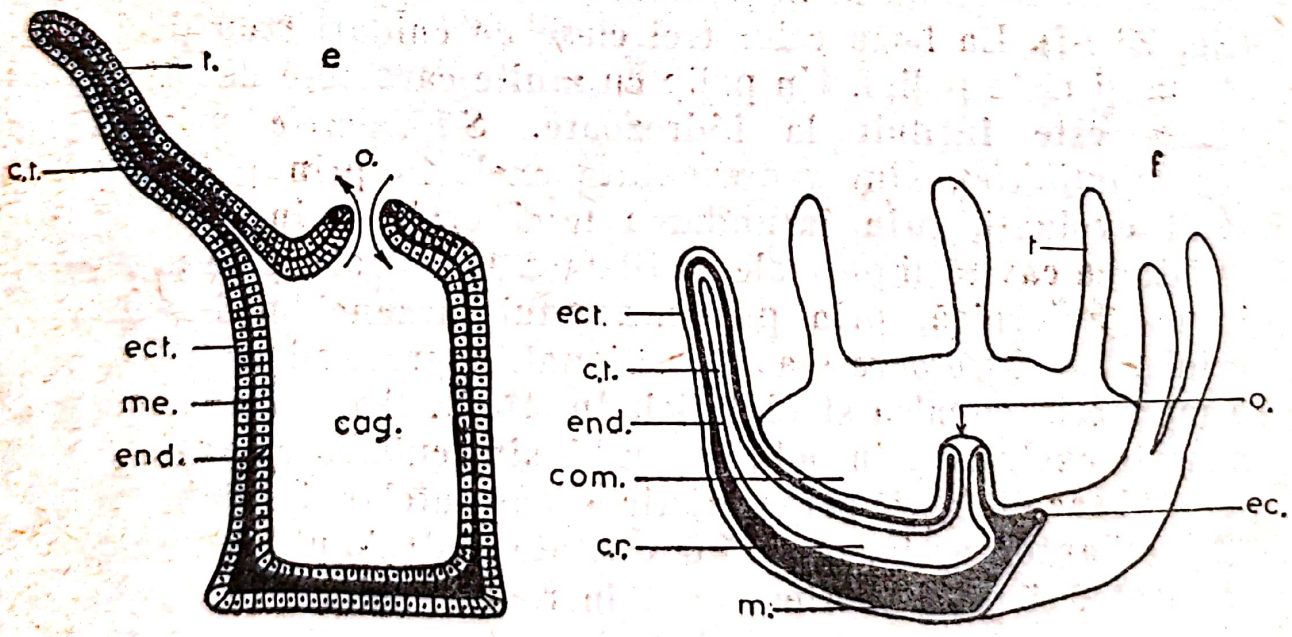
Fig. 23. — Tipuri de organizare în regnul animal. *Protozoare*: a — zooflagelat (*Proteromonas*); b — Rizopod (*Amoeba*); c — Ciliat (*Paramoecium*); c — centrozom; ca. — calotă hialină; cf. — citofaringe; cp. — corpi paranucleari; ec. — ectoplasmă; en. — endoplasmă; f. — flagel; k. — kinetonucleu; m. — micronucleu; M. — macronucleu; mt. — mitocondrii; n. — nucleu; p. — peristom; pa. — dictiozomi parabazali; v. — vacuolă; vd. — vacuolă digestivă; vp. —

moş diblast al metazoarelor a fost numit de către Mecinicov, parenchimulă sau *planulă*.

2.1. *Diblastele* actuale sînt reprezentate prin trei încrengături: spongieri, cnidari şi ctenari. Ultimele două sînt considerate de alţi autori ca formînd o singură încrengătură: celenteratele.

2.1.1. Tipul de organizare al *Spongierilor* (fig. 23 d) reprezintă o direcţie evolutivă fără perspective. Perfecţionările sînt restrînse. Un spongier are forma unui sac cu pereţi diblastici delimitînd o cavitate numită *atrium*. Pereţii sînt formaţi spre exterior din ectoderm şi spre interior din endoderm alcătuit din celule flagelate cu guleraş: coanocite. Endodermul delimitează o cavitate numită atrium. Digestia se realizează intracelular, ca la protozoare, după fagocitarea particolelor alimentare.

Planul structural descris aparţine tipului cel mai simplu de spongieri, numit *ascon*. Perfecţionarea lui a însemnat



vacuolă pulsativă. *Diblaste*: d — Spongier primitiv (tip ascon); e — Polip de hidrozoar (hidră); f — Meduză; cag. — cavitate gastrovascu lară; ec. — canal circular; com. — cavitate subumbrelară; cr. — canal radiar; ct. — canal tentacular; ect. — ectoderm; end. — endoderm; m. — mezoglee; o. — orificiu buco-anal; t. — tentacul (după P.P. Grassé, 1961).

„îngroparea" endodermului în cavităţi din grosimea peretelui realizîndu-se alte două tipuri: *sicon* şi *leucon*. Ambele sînt caracterizate printr-un atrium lipsit de coanocite şi prin pereţi groşi, la tipul leucon aceştia atingînd dimensiunea cea mai mare din cauza mai multor nivele de cavităţi cu coanocite.

Este interesant de remarcat faptul că planul de organizare al *Spongierilor* adulţi cu endodermul ciliat şi ectodermul format din celule fără cili este datorat unei inversiuni a celor două straturi celulare la larvă. În acest fel se poate considera că spongierii respectă regula de a avea ectodermul ciliat, numai că începînd dintr-un anumit stadiu larvar organismele sînt „întoarse pe dos", cauza nefiind cunoscută.

2.1.2. Tot din parenchimulă au evoluat şi *cnidarii*. Larvele, rezultate din ouă fecundate, posedă un ectoderm ciliat, dar după fixare celulele îşi pierd cilii.

Caracteristic pentru *Cnidari* este stadiul de polip, meduza fiind o formă derivată, prezentă la *Hidrozoare*, cu o dezvoltare maximă la *Scifozoare*, şi care dispare la *Antozoare* (fig. 23 e-f). La baza celor trei clase de cnidari stau deci ca strămoşi nişte polipi. Un polip cu multe caractere de primitivitate este întîlnit la hidrozoare. *Scifozoarele* primitive (*Lucernariidele*), sînt reprezentate exclusiv prin polipi, dar mult evoluaţi, prin înfundarea feţei orale, prin compartimentarea cavităţii gastrale cu filamente gastrale, prin musculatura puternică, prin prezenţa unui mezenchim bogat în celule. La *Scifozoare* s-a perfecţionat şi procesul de formare a meduzei, pe calea strobilaţiei. În sfîrşit, *Antozoarele*, reprezentate exclusiv prin polipi sexuaţi, sînt culmea de evoluţie a acestui sac diblastic caracteristic celenteratelor şi numit polip. Polipul antozoarelor posedă o cavitate gastrală ultracompartimentată, şi pentru prima oară în regnul animal prezintă un stomodeum, impropriu numit faringe, rezultat din invaginarea ectodermului. Viaţa colonială aduce şi ea o serie de modificări.

Toate cele citate ne permit să tragem concluzia că *Hidrozoarele* primitive au deschis o linie de evoluţie către *Scifozoare* (cu predominarea meduzei) şi alta către *Antozoare* (cu dezvoltarea polipului). *Hidrozoarele* actuale sînt considerate a se înscrie pe linia evolutivă spre *Antozoare*.

Scanned with OKEN Scanner

2.1.3. Alături de cnidari multă vreme a fost inclus în aceeași încrengătură grupul mic al *Ctenarilor*. Astăzi ei sînt considerați de majoritatea autorilor ca avînd un tip aparte de organizare fiind grupați într-o încrengătură separată.

Grupul ctenariilor este de mare importanță pentru explicarea evoluției viermilor primitivi. La început s-a crezut că ctenarii sînt chiar strămoșii viermilor lați. În adevăr ctenarii au o serie de caractere care îi apropie de aceștia, unii ctenari au chiar o simetrie bilaterală, și la prima vedere par niște viermi lați. Dar această idee a fost treptat părăsită. Actual majoritatea zoologilor consideră că ctenarii s-au desprins din strămoșii planuloizi ai metazoarelor, într-un stadiu foarte vechi. Tot atunci s-a mai desprins o ramură care a dus la formarea viermilor primitivi. A treia ramură, cea a cnidarilor, a continuat un timp să evolueze ca o ramură unitară, ulterior avînd loc divergența despre care am amintit anterior.

Ipoteza derivării viermilor lați din strămoșul planuloid al celenteratelor este susținută de o serie de fapte, dintre care cel mai grăitor este existența unor viermi primitivi, foarte apropiați de acel strămoș ipotetic. Așa este viermele *Nemertoderma*, care seamănă cu mult căutatul strămoș planuloid. Se deosebește de acesta însă printr-un fapt esențial, și anume prin existența a trei strate celulare: ectoderm, endoderm și înserat între ele — *mezodermul*, pe care nu îl întîlnim la diblaste. Dintre metazoare, unii ctenari și triblastele prezintă o simetrie bilaterală caracterizată printr-un singur plan de simetrie care străbate corpul antero-posterior și îl împarte în două jumătăți. *Simetria bilaterală* este deci un prim caracter important al *triblastelor*. Ea a permis o *cefalizare* încă de la triblastele cele mai primitive. Prin cefalizare se înțelege gruparea în zona anterioară a corpului a formațiunilor nervoase (la nevertebrate ganglioni) și a organelor de simț. În adevăr, diblastele în totalitatea lor posedă o simetrie radiară care este incompatibilă cu fenomenul cefalizării din cauza existenței mai multor planuri de simetrie.

Alături de simetria bilaterală, cefalizare și apariția mezodermului, trebuie să adăugăm triblastelor și un al patrulea

Scanned with OKEN Scanner

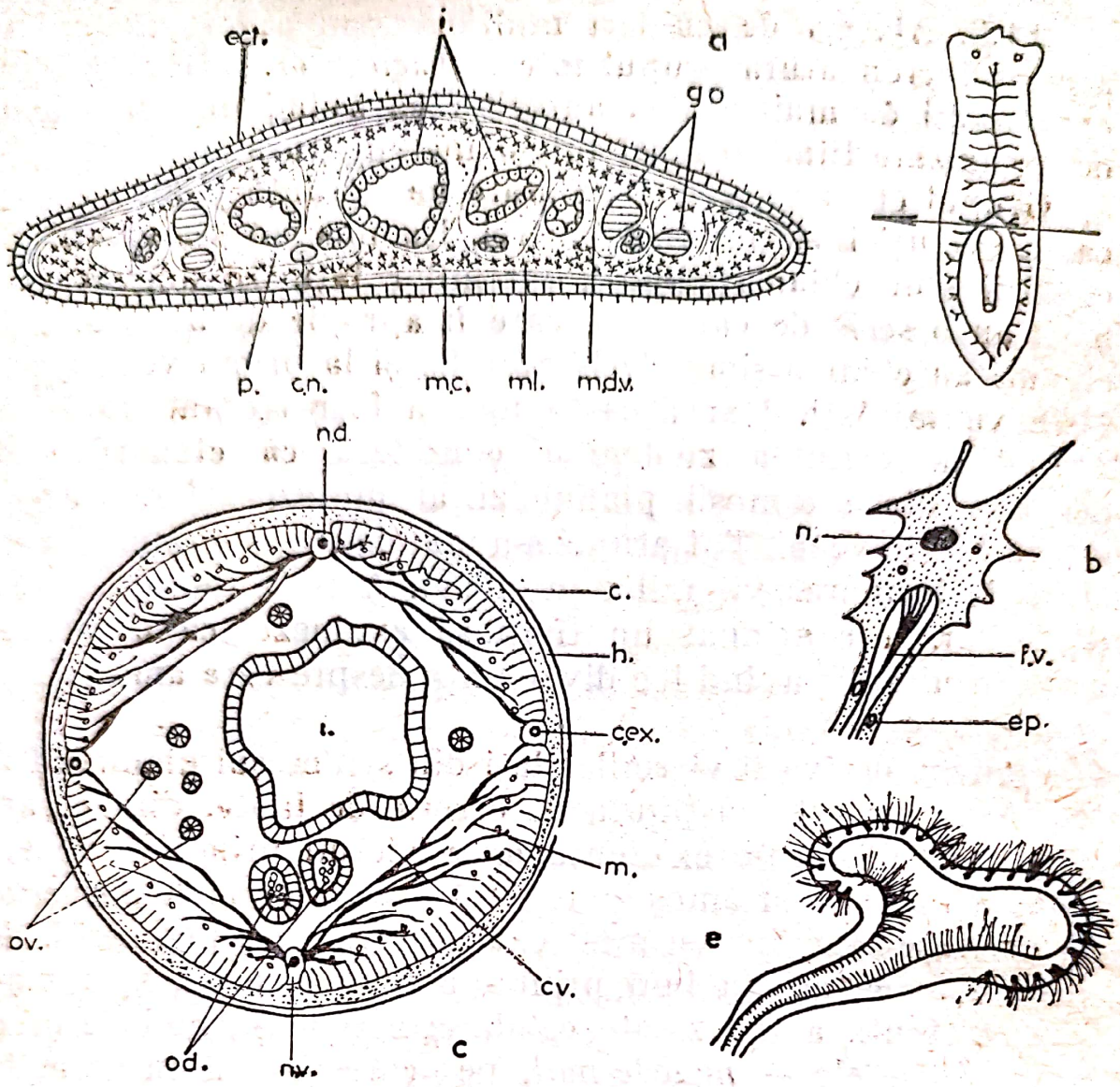
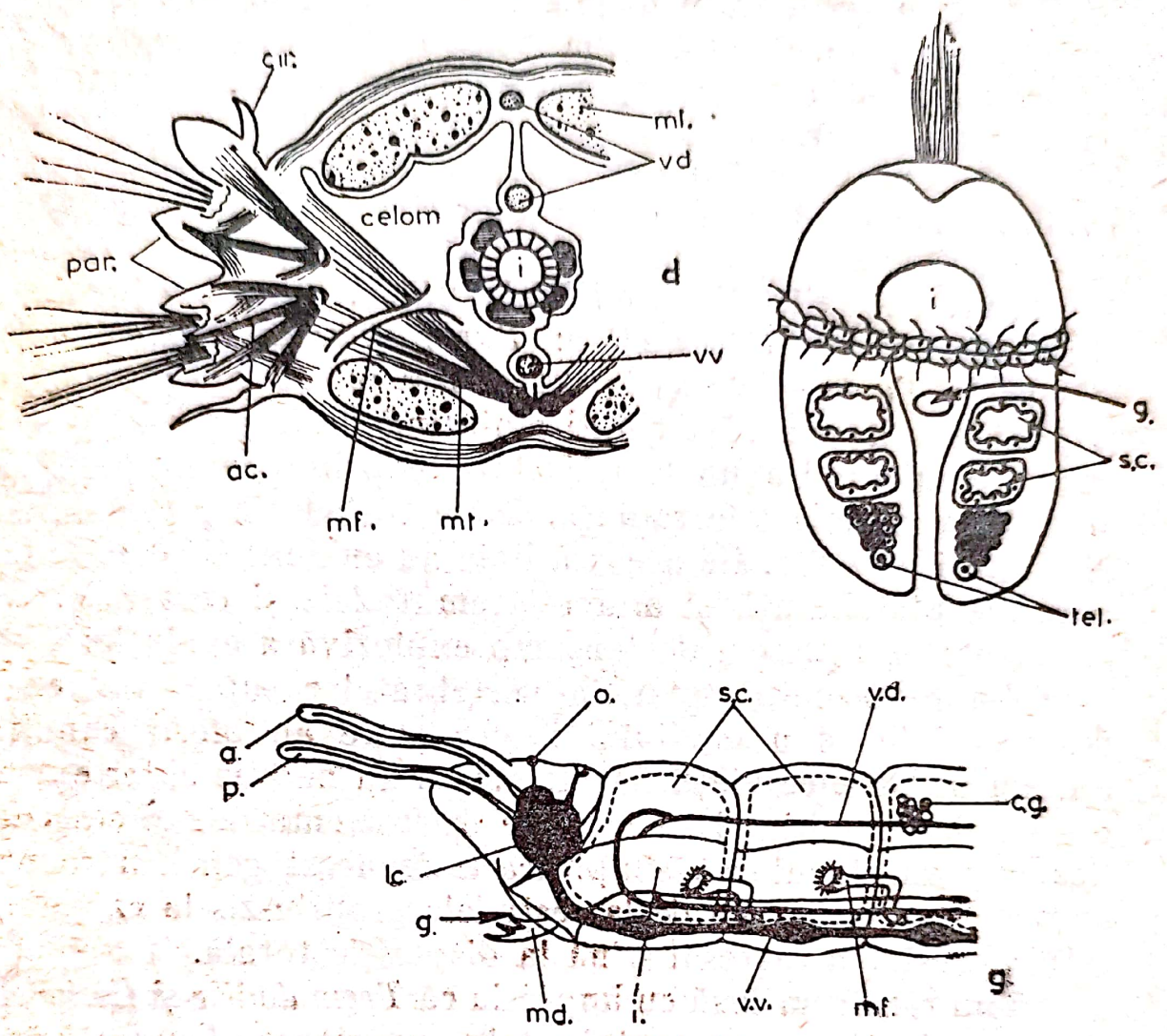


Fig. 24. — Tipuri de organizare în regnul animal. *Acelomate*: **a** — *Platelminți* (*Turbelariate*) — organismul (dreapta) și secțiune transversală (stînga); **b** — celulă excretoare protonefridiană; **c** — secțiune transversală printr-un Nematelmint (*Ascaris*); c. cuticulă; c.ex. — celulă excretoare; c.n. — cordon nervos; cv. — cavitate a corpului (blastocel); ect. — ectoderm ciliat; ep. — epiteliul canaliculului excretor; fv. — flamură vibratilă; go. — gonadă; h. — hipoderm; it. — tub digestiv; m. — pătură musculară; m.c. — musculatură circulară; m.d.v. — musculatură dorso-ventrală; ml. — musculatură longitudinală; n. — nucleu; n.d. — nerv dorsal; n.v. — nerv ventral; ov. —



ovar; od. — oviduct; p. — parenchim. *Protostomieni*: **d** — secţiune transversală printr-un *Polichet* (*Nereis*); **e** — metanefridie; **f** — larvă trocoforă de polichet; **g** — secţiune longitudinală printr-un *Polichet*; a — antene; ac. — acin; c.g. — celule germinale; g. — gură; i. — intestin; l.c. — lob cefalic; md. — mandibulă; mf. — metanefridie; ml. — musculatură longitudinală; mt. — musculatură transversală; o. — ochi; p. — palpi; par. — parapode cu cheţi); s.c. — saci celomici; tel. — teloblaste; v.d. — vas dorsal; v.v. — vas ventral (după P. P. Grassé, 1961).

caracter: *o specializare avansată celulară*. Aşa se face că la triblastele primitive întîlnim pentru prima oară un aparat digestiv propriu-zis, un aparat excretor protonefridian şi un sistem muscular.

Toate aceste patru caractere complexe au permis o dezvoltare extraordinară a viermilor laţi, cele mai *primitive triblaste* (2.2.).

2.2.1. Viermii laţi, sau *Platelminţii*, formează o încrengătură alcătuită din trei clase: *Turbelariatele, Trematodele* şi *Cestodele*. *Turbelariatele* (fig. 24 **a**) sînt în cea mai mare parte viermi liberi, unii sînt ciliaţi amintind de îndepărtatul strămoş planuloid. La unele turbelariate primitive apare chiar o schiţare de simetrie radiară. Între turbelariate există însă şi grupuri parazite. Pe această linie au evoluat celelalte două clase de platelminţi, şi anume trematodele şi cestodele. Un rol important pentru declanşarea explozivă a evoluţiei acestora l-a reprezentat apariţia vertebratelor superioare cu o mare stabilitate a mediului intern, care au oferit condiţii extrem de propice vieţii parazitare, şi au permis chiar extraordinarele simplificări structurale de la trematode şi cestode. Cea mai spectaculoasă simplificare de acest gen din regnul animal este poate, cea de la cestodele propriu-zis la care aparatul digestiv a regresat pînă la dispariţie totală.

Să nu rămînem însă cu impresia că *Trematodele* şi *Cestodele* sînt aşa de tinere ca vertebratele superioare. Dovadă este faptul că aceşti paraziţi au drept gazde intermediare moluşte şi artropode mai ales, adică din rîndul unor animale mai vechi decît vertebratele şi care au fost deci pentru o lungă perioadă geologică singurele gazde ale acestor paraziţi. Cu alte cuvinte, însăşi geneza trematodelor şi cestodelor este posibil să se fi realizat prin parazitarea nevertebratelor dat fiind că vertebratele inferioare apar abia în silurian prin peştii placodermi.

Turbelariatele sînt deci un important nod evolutiv din care se desprind cinci ramuri mari evolutive: trematodele şi cestodele dintre *Platelminţi*, ramura *Trohelminţilor* — *Nematelminţilor*, grupînd alte două încrengături de viermi acelomaţi, ramura viermilor *Nemerţieni* şi ramura viermilor superiori, celomaţi grupînd *Anelidele*.

Scanned with OKEN Scanner

2.2.2. *Trohelminții* formează o încrengătură heterogenă grupînd trei clase: *Gastrotrichi*, *Kinorhynchi* și *Rotifere*. Toți sînt viermi microscopici, în general liberi, trăind în mediul acvatic sau continental. Grupul central din punct de vedere filogenetic este al *Gastrotrichilor* care se pare că a dat naștere la celelalte două clase. *Gastrotrichii* prezintă însă afinități și cu viermii *Nematelminți*. Intestinul neciliat, constituția faringelui, țepii de pe cuticulă ca la *Nematodele* libere, grupul central al *Nematelminților* arată relația acestora de rudenie cu *Gastrotrichii*.

2.2.3. Încrengătura *Nematelminților* (fig. 24 c) grupează viermi în general paraziți, cu o serie de reprezentanți, cum ar fi limbricul și oxiurul dintre *Nematode*. Linia evolutivă *Trohelminți-Nematelminți* se închide cu acest din urmă grup.

2.2.4. A patra ramură evolutivă desprinsă din Turbelariate cuprinde încrengătura viermilor *Nemerțieni*, care au pricinuit aprinse discuții privind filogenia lor. Aceasta se datorește faptului că ei posedă față de celelalte trei încrengături de viermi acelomați (*Platelminți*, *Trohelminți*, *Nematelminți*) cel puțin trei caractere superioare: aparat digestiv complet prin apariția anusului pentru prima dată pe scara evoluției (caracter care lipsește *platelminților* fiind însă prezent la *Trochelminți* și *Nematelminți*), aparat circulator închis, caracter întîlnit la fel pentru prima oară în evoluție și dispoziția metamerică a glandelor genitale. Interesant este faptul că acești viermi prezintă o trompă cefalică care se retrage într-o cavitate considerată de unii cercetători drept celom. Problema este controversată *Nemerțienii* nu sînt celomate; ei se situează între *Platelminții* și *Anelidele* anunțînd prin caracterele citate apariția acestui grup de viermi celomați în scara animală. Ramura evolutivă a *Nemerțienilor* se pare că s-a desprins din *Turbelariate* în apropierea ramurii anelidiene, fiind însă o încercare neizbutită de evoluție progresivă către o organizare triblastică celomată. Unii autori grupează *Nemerțienii* într-o singură clasă pe care o includ în încrengătura *Platelminți*.

Viermii acelomați, adică *Platelminții*, *Trohelminții*, *Nematelminții* și *Nemerțienii*, prin trăsăturile comune pe care le

Scanned with OKEN Scanner

posedă, sînt reuniţi în supraîncrengătura *Scolecide*. Caracteristic pentru toţi aceşti viermi este faptul că mezodermul acelomat (cu excepţia discutabilă citată) formează un ţesut compact intervisceral cunoscut sub numele de parenchim şi o serie de alte formaţiuni structurale ca sistemul muscular, aparatul excretor protonefridian (fig. 24 **b**) şi organele genitale. Cavitatea corpului viermilor acelomaţi este un blastocel. Atît relaţiile de rudenie, cît şi clasificarea scolecidelor sînt extrem de controversate.

A cincea ramură evolutivă desprinsă din *Turbelariate* în apropierea celei aparţinînd *Nemerţienilor* este a *Anelidelor*. Prin ea s-a realizat progresul evolutiv al unor noi tipuri de organizare bazate pe spaţiul celomic ce alcătuiesc *animalele triblaste celomate* (2.3). Celomul este reprezentat de o succesiune de cavităţi care implică şi o succesiune de grupe de organe similare, această repetare fiind desemnată sub numele de metamerie. Trebuie de subliniat faptul că metameria adevărată, aşa cum arată cunoscutul zoolog şi anatomist V. N. Beclemişev, impune o succesiune a cavităţilor celomice adică repetarea glandelor genitale ale *Nemerţienilor* reprezintă o metamerie falsă sau pseudometamerie.

Pe linia evolutivă anelidiană există, după majoritatea zoologilor, un nod filogenetic reprezentat printr-un grup ipotetic numit *proanelide* din care s-au desprins cel puţin patru ramuri evolutive alcătuind grupul *Protostomienilor* (2.3.1.): *Anelidele*, parte din *Lofoforieni*, *Moluştele* şi *Artropodele*.

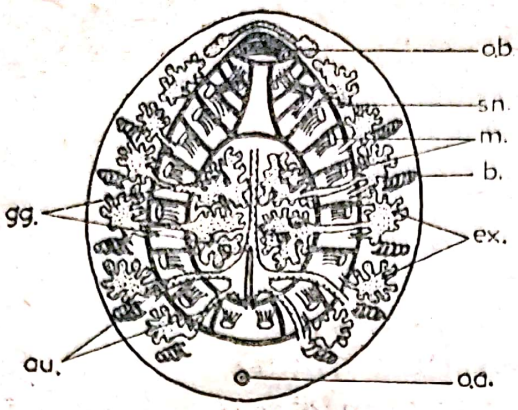
2.3.1.1. *Anelidele* sînt viermi metamerici (fig. 24 **d-g**). Fiecare metamer este format dintr-un spaţiu celomic, o pereche de ganglioni nervoşi situaţi ventral şi o pereche de organe excretoare metanefridiene. Metamerele sînt despărţite prin disepimente. Sistemul nervos este scalariform manifestîndu-se o concentrare importantă de ganglioni în zona cefalică a cărei semnificaţie a dezvăluit-o Emil Racoviţă în teza de doctorat. Încrengătura Anelide cuprinde trei clase: *Polichete*, *Oligochete* şi *Hirudinee*. Lor li se adaugă alte trei clase care se pare că sînt rude mai îndepărtate: *Priapulide*, *Sipunculide* şi *Echiuride*. *Polichetele*, viermi marini, formează grupul cel mai vechi care a cucerit mediul dulcicol şi terestru

prin *Oligochete* și dintre acestea o serie de forme s-au adaptat la regimul sanguisug alcătuind grupul *Hirudineelor* (lipitorilor). Din *Polichetele* vechi sau poate din strămoșii *Anelidelor* s-au format cele trei clase de *Anelide* în sens larg pe care le-am citat.

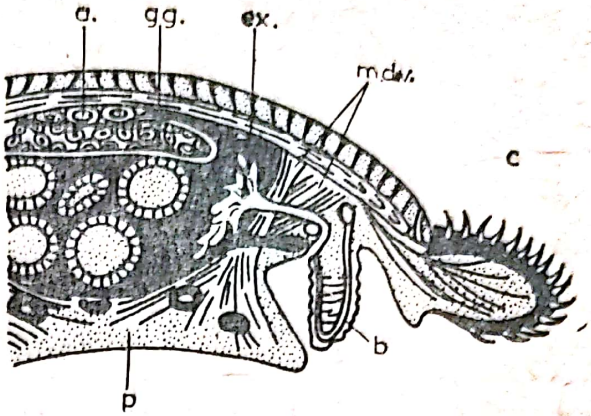
2.3.1.2. În apropierea liniei evolutive a *Anelidelor*, din proanelide s-au desprins și *Lofoforienii*. Această încrengătură este formată din animale care posedă o coroană de tentacule în jurul gurii numită *lofofor*, grupînd patru clase: *Endoprocte*, *Foronide*, *Briozoare* și *Brahiopode*. *Lofoforienii* sînt un grup artificial, polifiletic. *Endoproctele* au un tip de organizare triblast dar acelomat, fiind inferioare față de celelalte trei clase. Cavitatea corpului *Endoproctelor* este un blastocel; este posibil ca acestea să fie o altă ramură evolutivă a *Scolecidelor*, o încercare nereușită a evoluției de a depăși stadiul acelomat. *Foronidele* și *Briozoarele* sînt celomate protostomiene adevărate. *Brahiopodele* primitive sînt la rîndul lor protostomiene, cele evoluate sînt deuterostoniene. În ansamblul lor *Brahiopodele* prezintă caractere intermediare între *Protostomieni* și *Deuterostomieni* fiind poate un ram aberant, o încercare evolutivă nereușită.

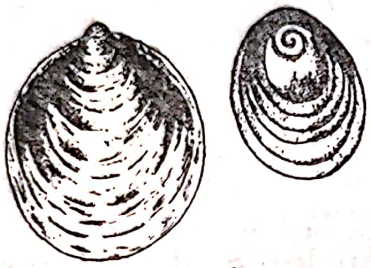
2.3.1.3. O a treia ramură evolutivă desprinsă din proanelide a culminat cu *Moluștele*. Deși embrionul se formează prin segmentare spirală ca la *Anelide* iar larvele grupelor primitive din ambele încrengături sînt similare, *Moluștele* au pierdut matemeria și segmentarea corpului. Ca urmare și sistemul nervos s-a modificat. Caracteristic moluștelor le este corpul moale, masa viscerală fiind învelită de un pliu numit manta care secretă o cochilie protectoare. Încrengătura este formată din șapte clase: *Aplacofore*, *Poliplacofore*, *Monoplacofore*, *Gasteropode*, *Scafopode*, *Bivalve*, *Cefalopode*. Primele trei clase sînt mai primitive între grupurile cunoscute, deși greu ar bănui cineva o apropiere de *Anelide* după morfologia reprezentanților lor actuali. Cu toate că *Aplacoforele* sînt viermiforme, fără cochilie, corpul lor nu are indicii de metamerie. O falsă metamerie este întîlnită la *Poliplacofore* (fig. 25 d) prin cochilia formată din mai multe plăci, prin repetarea branhiilor (14—74 perechi), și prin dispoziția sis-

Scanned with OKEN Scanner

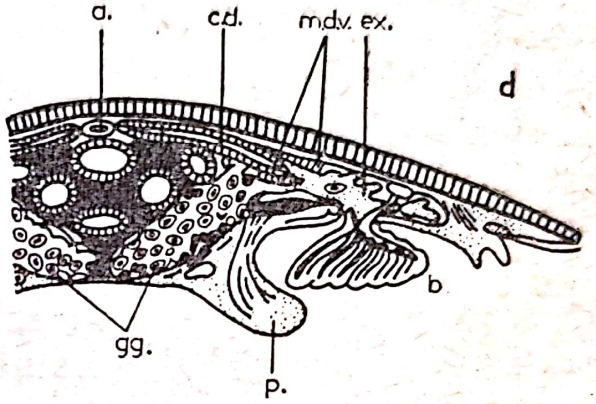

o.b
s.n.
m.
b.
gg.
ex.
au.
a.d.

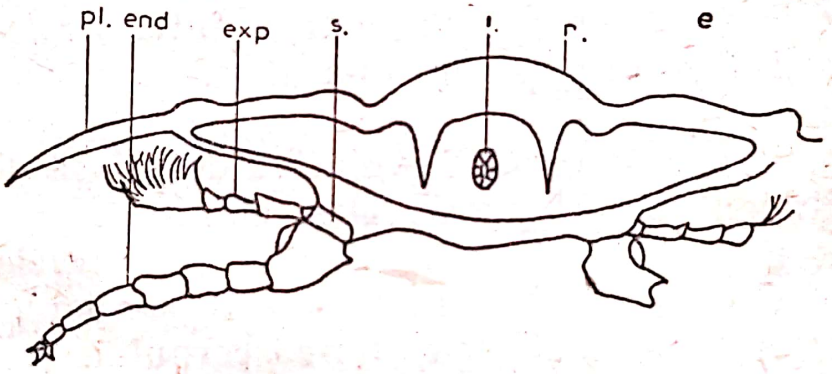
a

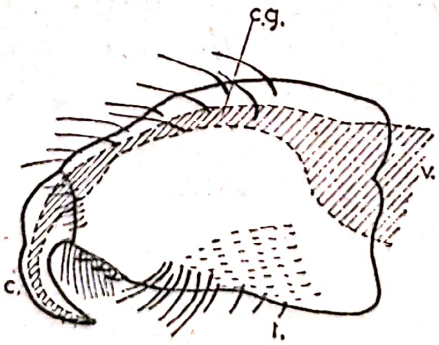

a.
g.g.
ex.
m.d.v.
c
b
p

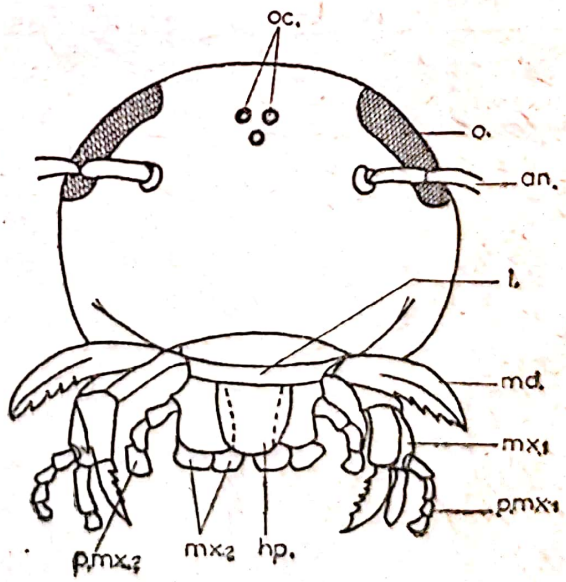


b


a.
c.d.
m.d.v.
ex.
d
b
gg.
p.


pl. end
exp
s.
l.
r.
e


c.g.
v.
c.
l.


oc.
o.
an.
l.
md.
mx1
p.mx1
p.mx2
mx2
hp.

temului nervos. La *Monoplacofore* (fig. 25 a-c) pseudometameria, extrem de controversată, este reprezentată prin distribuţia succesivă a branhiilor, sistemului excretor, musculaturii piciorului, sistemului nervos, sistemului circulator şi gonadelor. Lipsa unei metamerii celomice demonstrează că repetările menţionate sînt achiziţii ulterioare după pierderea în evoluţie a metameriei adevărate.

Celelalte patru clase de moluşte, mult specializate, se pare că s-au desprins dintr-un strămoş sau din strămoşi mai evoluaţi, care rămîn ipotetici. *Scafopodele* prezintă multe caractere intermediare între *Gasteropode* şi *Bivalve*. *Cefalopodele* au atins maximum de concentrare şi dezvoltare a masei ganglionare cerebrale în raport cu toţi ceilalţi *Protostomieni*. Filiaţia *Moluştelor* în general este pe cît de fascinantă pe atît de puţin deslușită.

2.3.1.4. A patra linie mare evolutivă care a rezultat din proanelide aparţine *Artropodelor*, încrengătura cea mai numeroasă şi mai diversă din regnul animal. Diversitatea se referă şi la originea acestui grup; majoritatea autorilor susţin că artropodele au o origine polifiletică. În acelaşi timp nu s-a ajuns la un punct de vedere comun nici în ceea ce

---

← Fig. 25. — Tipuri de organizare în regnul animal. *Protostomieni*: **a** — structura internă la Monoplacofore (*Neopilina*); **b** — valve de *Neopilina* (stînga — valva embrionară) **c** — secţiune transversală prin *Neopilina*; **d** — secţiune transversală printr-un *Poliplacofor* (*Chiton*); **e** — secţiune transversală printr-un *Trilobit* (*Ceraurus*); **f** — exemplu de chelicer; *g* — cap şi piese bucale de insectă (*Ortopter*); a. — arteră dorsală; an. — antenă; au. — auricule; b. — branhii; c. — cange; c.d. — celom dorsal; c.g. — canalul glandei; end. — endopodit; ex. — organ excretor; exp. — exopodit; gg. — organe genitale; hp. — hipofarinx; i. — tub digestiv; 1. — labrum; m. — muşchi; md. — mandibulă; m.d.v. — musculatură dorsoventrală; $mx._1$, $mx._2$ — cele două perechi de maxilare; o. — ochi; o.a. — orificiu anal; o.b. — orificiu bucal; oc. — oceli; p. — picior; pl. — pleură; $p.mx._1$, $p.mx._2$ — cele două perechi de palpi maxilari; r. — rahis; s. — simpodit; sn. — sistem nervos; t. — tije; v. — glanda veninoasă (după P. P. Grassé, 1961, şi O. Steinböck, 1962).

Scanned with OKEN Scanner

privește originea concretă a *Artropodelor*. Unii autori susțin să artropodele provin din strămoșul anelidelor, ipoteticul grup al proanelidelor.

2.3.1.4.1. Cea mai veche ramură care s-a desprins din trunchiul evolutiv, care a condus la artropode, aparține unui mic grup actual de animale cu o serie de caractere comune de anelide și de artropode. Aceasta este clasa *Onicoforelor*, un fel de viermi metamerici cu picioare primitive pe care se schițează un început de articulație. *Onicoforele* rămîn însă ca o ramură laterală, un „fund de sac", așa cum am mai întîlnit și alte cazuri.

În ceea ce privește trunchiul mare al evoluției *Artropodelor* adevărate, mulți zoologi susțin existența unui nod evolutiv reprezentat prin subîncrengătura *Trilobitomorfelor* (2.3.1.4.2) (fig. 25 e), dispărută din paleozoic, și cunoscută numai după fosile. Din ea s-au format, se pare, celelalte două subîncrengături de *Artropode: Cheliceratele* și *Mandibulatele*.

2.3.1.4.3. *Cheliceratele* (fig. 25 f) cuprind artropodele arahnomorfe, adică de felul păianjenilor și formelor înrudite. Toate se caracterizează în general printr-un corp împărțit în trei regiuni: cefalotoracele sau prosoma, preabdomenul sau mezosoma și postabdomenul sau metasoma, ades ultimile două fiind reunite între ele. Caracteristică este și prezența chelicerelor, lipsind în schimb antenele și apendicele mandibulare.

2.3.1.4.4. *Mandibulatele* (fig. 25 g), subîncrengătură mult mai diversă ca plan de organizare al organismelor, cuprinde trei clase: *Miriapode*, *Crustacee* și *Insecte*. Toate se caracterizează prin prezența unui segment cefalic individualizat și printr-un corp format dintr-un număr variabil de segmente, de la 11 la 181. Posedă antene, sînt deci antenate, și apendice masticatoare, fiind mandibule. Relațiile de rudenie dintre cele trei clase de *Mandibulate* sînt încă prea puțin elucidate. *Artropodele*, prin insecte, au cucerit mediul terestru și aerian înainte ca vreun grup de *Deuterostomieni* să realizeze același lucru.

În ansamblul lor, *Protostomienii* prezintă cîteva trăsături specifice. Din punct de vedere embriologic, blastoporul dă

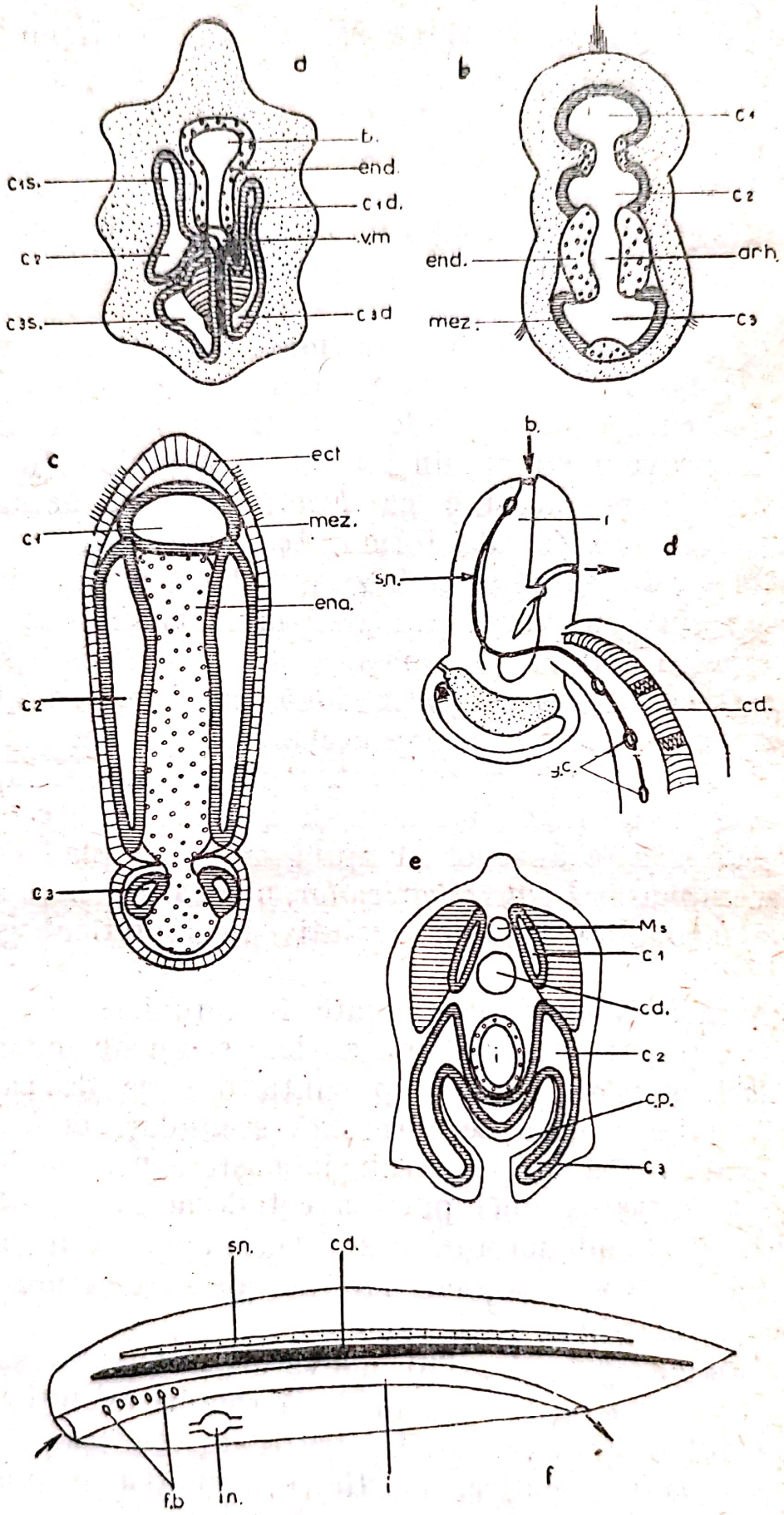
naştere orificiului bucal, iar orificiul anal se formează secundar. În embrion, mezodermul apare prin schizocelie ca şi la *Acelomate*, adică este generat de două celule iniţiale situate în partea posterioară a corpului şi numite teloblaste; celomul la protostomeri se organizează însă pe măsura apariţiei mezodermului. Adultului îi este caracteristic un exoschelet de natură ectodermică. Sistemul nervos este de tip ganglionar.

2.3.2. Cea de-a doua direcţie mare evolutivă a regnului animal, reprezentînd *Deuterostomienii*, are o origine şi mai puţin cunoscută decît *Protostomienii* (2.3.11). S-a crezut iniţial că ar proveni direct din strămoşul planuloid, dar între toate grupele recunoscute ca *Deuterostomieni* actuali sau fosili nu sînt înregistrate forme *Acelomate*. Ori o evoluţie din strămoşii diblastici planuloizi ar fi lăsat urme sub forma unor grupe intermediare. Este deci mai plauzibil să credem că *Deuterostomienii* au luat naştere din strămoşii triblastici. Şi în acest caz există cel puţin două variante: o origine din *Turbelariatele* primitive, forme acelomate sau din proanelide cu un plan de organizare celomat. Pentru moment faptul că din proanelide au luat naştere unele grupuri, cum este cel al *Brahiopodelor* care au evoluat ajungînd la un plan de organizare asemănător *Deuterostomienilor*, pledează pentru a căuta originea întregului trunchi evolutiv în ipoteticul grup al proanelidelor.

În afara *Brahiopodelor* evoluate, în apropierea *Deuterostomienilor* se plasează, după unii zoologi şi un al doilea grup: clasa *Chetognatelor*. Ambele prezintă o serie de caractere deuterostomiene: gura se formează secundar, deci nu din blastoporul embrionar. Gastrula ia naştere prin invaginare, adică prin intrarea unei părţi a ectodermului în blastocel generînd astfel endodermul. Mezodermul apare prin enterocelie, respectiv prin invaginări laterale ale endodermului spre blastocel formîndu-se sacii celomici.

Deuterostomienii (fig. 26) adevăraţi întrunesc şase încrengături care se grupează în două ramuri evolutive: *Epitelioneurienii* şi *Epineurienii*. Pentru toate cele şase tipuri de organizare sînt specifice, pe lîngă formarea secundară a

Scanned with OKEN Scanner


a
b.
end.
c1s.
c1d.
v.m
c2
c3s.
c3d
b
c1
c2
end.
arh.
mez.
c3
c
ect
c1
mez.
ena.
c2
c3
b.
i
d
s.n.
cd.
y.c.
e
Ms
c1
cd.
c2
c.p.
c3
s.n.
cd.
f.b
in.
i
f

gurii, gastrulația prin invaginare și enterocelia menționate deja, încă cel puțin două alte caractere: schelet intern de origine mezodermică (cu unele excepții) și un sistem nervos în formă de cordon sau tub, părăsindu-se tipul ganglionar al *Protostomienilor*.

2.3.2.1. Ramura *Epitelioneurienilor* grupează trei încrengături: *Echinoderme*, *Stomocordate* și *Pogonofore*. Toate prezintă un sistem nervos superficial situat în general în contact cu epiderma. În unele cazuri cordonul nervos principal este dorsal, total opus *Protostomienilor*. *Epitelioneurienii* prezintă trei compartimente celomice fiind trimere, cu excepția *Pogonoferelor* care par a fi polimere.

2.3.2.1.1. *Echinodermele* animale marine cu o simetrie inițial bilaterală ca toate organismele triblaste, prin adaptarea la viața fixată de substrat sau în strînsă legătură cu acesta, au trecut la o simetrie radiară, deobicei pe tip 5, din care ulterior a derivat o simetrie bilaterală specifică. Foarte avantajoasă s-a dovedit revenirea la un exoschelet protector, adaptarea specifică *Echinodermelor* dintre *Deuterostomieni*. Pe lîngă sistemul nervos epitelial există și un sistem nervos profund. Celomul este grupat în două sisteme: cel intern, al cavității corpului și hidrocelul, celomul ambulacrar care corespunde cu mediul extern printr-un por acvifer.

2.3.2.1.2. *Stomocardatele* anunță parcă evoluția Deuterostomienilor către un schelet intern. De fapt acest grup posedă un stomocord, o mică invaginare anterioară a faringe-

---

Fig. 26. — Tipuri de organizare la *Deuterostomieni*: a — larvă bipinaria de *Astropecten* (*Echinoderme*); b — larvă de *Saccoglossus* (*Stomacordate*); c — larvă de *Siboglinum* (*Pogonofore*); d — adult de *Oikopleura* (*Tunicieri*); e — secțiune transversală prin *Amphioxus* (*Cefalocordate*); f — schemă privind organizarea corpului la vertebrate; arh. — arhenteron; b. — orificiu bucal; c_1, c_2, c_3. — cele trei perechi de saci celomici; c_1 s. — celom 1 stîng; c_3 d. — celom 3 drept cd. — notocord; c.p. — cavitate pleurală; ect. — ectoderm; end. — endoderm; fb. — fante branhiale; g.n. — ganglioni nervoși caudali; i. — tub digestiv; in. — inimă; ms. — măduva spinării; mez. — mezoderm; s.n. — tub neural (după P. P. Grassé, 1961).

lui care este în comunicare cu tubul digestiv. Se întîlnește de asemenea faringotremia, adică prezența de fante în partea anterioară a tubului digestiv anunțînd un aparat respirator de origine endodermică în evoluția *Deuterostomienilor* față de aparatul respirator ectodermic al *Protostomienilor*. Sînt însă și o serie de caractere protostomiene: unele *Stomocordate* (ca *Pterobranhiatele*) respiră prin tentacule, altele au un vas contractil dorsal (ca *Enteropneustele*).

2.3.2.1.3. *Pogonoforele* au evoluat într-o direcție aberantă, neîntîlnită la alte *Deuterostomiene*. Trăiesc în mîlul marin de mari adîncimi fiind mai bine cunoscute abia în ultimele două decenii. Sînt organisme celomate posibil cu mai mult de trei compartimente (problemă discutată încă), lipsite de tub digestiv realizînd trecerea nutrimentelor în sînge prin tentacule vascularizate.

2.3.2.2. Ramura *Epineurienilor*, a doua direcție evolutivă a *Deuterostomienilor*, cuprinde trei încrengături de animale cordate: *Tunicierii* sau *Urocordatele*, *Cefalocordatele* și *Vertebratele*. Caracteristic *Cordatelor* este bagheta scheletică dorsală — notocordul. La *Tunicieri* (fig. 26 **d**) el este prezent în zona codală existînd doar în stadiul larvar (cu excepția clasei *Appendiculari*). La *Vertebrate* a fost înlocuit printr-un schelet axial format din vertebre de care se prinde un schelet apendicular.

Cordatele sînt epineuriene prezentînd un sistem nervos tubular, situat dorsal tubului digestiv, în profunzimea corpului; la *Protostomieni* lanțul ganglionar este situat ventral, aceștia fiind hiponeurieni. Trebuie să remarcăm faptul că la *Tunicieri* se poate întîlni și un sistem nervos ganglionar (de exemplu la *Appendiculari* în zona caudală). Vasul contractil (inima) este ventrală opusă deci ca așezare față de *Protostomieni*.

Succesul evolutiv al *Vertebratelor* s-a datorat trecerii de la un craniu fără fălci (subîncrengătura *Agnate*) la un splanhnocraniu mandibulat (subîncrengătura *Gnatostomate*). Direcția evolutivă a *Gnatostomatelor* a permis utilizarea eficientă a diferitelor tipuri de hrană, vertebratele cucerind mediul

acvatic, prin peşti, mediul amfibiu, prin amfibieni şi în sfîrşit terestru şi aerian prin reptile, păsări şi mamifere.

Din evoluţia regnului animal se cunosc cel mai bine grupurile evoluate într-o direcţie sau alta decît grupurile strămoşeşti. *Metazoarele* monoblaste, diblaste planuloide, strămoşii *Turbelariatelor* şi proanelidele sînt doar tipuri ipotetice, realizate pe baza studiilor embriologice şi de anatomie comparată. Strămoşii animalelor actuale este posibil să fi dispărut repede, concuraţi intens de primii lor descendenţi ceva mai specializaţi decît ei, eliminarea desfăşurîndu-se după principiul evoluţiei divergente a lui Darwin. Pe de altă parte, la o prezentare sumară, arborele filogenetic pare justificat. Lacunele şi incertitudinile sînt însă nebănuit mai multe la o analiză completă. În forma de faţă, generalizată, cititorul rămîne cu impresia genezei monofiletice a majorităţii ramurilor mari evolutive. Trebuie să subliniem faptul că încercările realizării unui progres evolutiv au pornit adeseori din mai multe direcţii, unele fiind infirmate.

Scanned with OKEN Scanner

XI. ORIGINEA ȘI EVOLUȚIA BIOLOGICĂ A OMULUI

În 1871 apare lucrarea lui Darwin: „Originea omului și selecția sexuală“ (tradusă la Editura Academiei R. S. România, în 1967), acest an marcînd fundamentarea științifică a concepției descendenței animale a omului. Trei idei sînt esențiale fiind preluate de evoluționismul modern: specia umană s-a desprins printr-un proces de evoluție divergentă din maimuțele Lumii vechi (**1**), spre sfîrșitul terțiarului (**2**), într-o zonă de climat cald (**3**).

Darwin a demonstrat caracterele de mamifer primat ale omului actual, arătînd că există cel puțin patru grupe de similitudini: din punct de vedere morfologic, fiziologic, al organelor rudimentare și al atavismelor sau reversiunilor. Specia umană prezintă însă și caractere proprii care o deosebesc net de maimuțe. Dintre acestea mai importante sînt: capacitatea craniană mărită (la gorilă nu se înregistrează valori mai mari de 650 cm^3, în timp ce la pitecantrop depășea 800 cm^3), cel de-al doilea sistem de semnalizare, capacitatea de-a fabrica și utiliza unelte și, poate, cel mai semnificativ specific uman: existența socială cu legitățile ei.

Ordinul *Primatelor* sau al maimuțelor, în care se încadrează omul, este format din mamifere superioare, cuprinzînd în principal trei subordine: *Lemuroidea Tarsioidea*, grupînd formele inferioare, și *Simioidea*, alcătuit din primatele evoluate. Simienii sînt alcătuiți din două suprafamilii *Platyrrhina* (maimuțele din Lumea Nouă) și *Catarrhina* (maimuțele din Lumea Veche). Catarinele sînt la rîndul lor formate din două grupuri: *Cynomorpha*, în care se includ cercopitecii, și *Antropomorpha*, care cuprind familiile *Hyloba-*

lidae (gibonii), *Pongidae* (orangutan, cimpanzeu şi gorilă) şi *Hominidae* (formele umane actuale şi fosile).

Majoritatea zoologilor consideră că *Primatele* au luat naştere din mamifere insectivore arboricole. Între reprezentanţii actuali ai acestui grup de animale se cunoaşte genul *Tupaia* care prezintă o serie de caractere ce pot sugera evoluţia strămoşilor săi în direcţia *Primatelor*. Cele cîteva caractere par lipsite de importanţă luate separat: degetul mare opozabil, unghii în loc de gheare, regim de hrană relativ omnivor, vedere stereoscopică, tendinţa de a se sprijini pe membrele posterioare şi bineînţeles viaţă arboricolă. În corelaţie, aceste caractere au permis un progres evolutiv incontestabil care a condus la formarea grupului de mamifere primate. Genul *Tupaia* este o formă actuală specializată, capătul de drum al unei încercări evolutive. Din formele strămoşeşti s-a evidenţiat însă un alt ram evolutiv care în eocen a condus la naşterea *Tarsioidelor* din Lumea Veche (Euroasia şi Africa), grupul din care au rezultat maimuţele antropomorfe şi ulterior omul.

Poziţia de odihnă pe membrele posterioare, care se manifesta probabil la strămoşii *Tupaidelor*, a oferit premise neaşteptate evoluţiei animale spre primate şi om. Această poziţie permite utilizarea membrelor anterioare, cu degetul mare opozabil, pentru apucarea hranei şi a altor obiecte, eliberîndu-le parţial de funcţia locomotorie. Pe de altă parte, în acest fel fălcile se vor elibera de funcţia de prehensie şi ulterior de transport a hranei şi a altor obiecte, ceea ce a determinat micşorarea lor, cît şi a muşchilor de susţinere a capului. Pierderea funcţiei de transport de către splahnocraniu coincide cu trecerea la mersul semibiped şi biped, cînd membrele anterioare au preluat funcţia citată. Utilizarea intensă a membrelor anterioare pentru prehensie şi manipulare de obiecte a însemnat o premisă unică evolutivă de specializare a lor în această direcţie care avea să conducă la unul dintre caracterele umane cele mai importante: posibilitatea de a fabrica unelte.

Viaţa arboricolă a *Tupaidelor* vechi a însemnat un important factor de selecţie şi pentru alte caractere, pe lîngă cel

Scanned with OKEN Scanner

legat de eliberarea treptată a membrelor anterioare de funcția locomotorie. Un astfel de mod de viață a impus opozabilitatea degetului mare ca un caracter adaptativ extrem de important al membrelor pentru cățărat. Acest mod de locomoție a necesitat suprafețe de rezistență mari pentru degete, impunîndu-se astfel unghiile față de gheare. Viața arboricolă a însemnat totodată o existență într-un spațiu tridimensional, cu planuri apropiate, fiind un important factor de selecție pentru păstrarea formelor cu ochii apropiați, ajungîndu-se la generalizarea caracterului vederii stereoscopice. Munca omului actual, de transformare atît de precisă a unor obiecte uneori minuscule, ar fi fost extrem de dificilă fără o vedere stereoscopică.

Evoluția grupului *Antropomorpha* de primate, adică de maimuțe care seamănă cu omul prin lipsa cozii, este legat de un șir de forme fosile a căror descoperire a permis reconstituirea grosieră a diversificării grupului și a identificării direcției evolutive spre umanizare.

În 1911, Otto Schlosser descoperă în Egipt două dintre cele mai vechi genuri de antropomorfe: *Parapithecus* și *Propliopithecus*. Primul este considerat strămoșul cel mai îndepărtat al antropomorfelor stabilindu-se că a trăit în prima parte a oligocenului. Propriu-zis s-a descoperit un simplu maxilar caracterizat prin dinți cam de aceeași mărime, inclusiv caninii, ceea ce arată că organismul era insectivor și eventual vegetarian. Unghiul dintre cele două maxile fiind îngust s-a dedus că maimuța avea un bot ascuțit. Prin reconstituirea ei, pe baza principiului corelației între organe, s-a ajuns la concluzia că era o formă mică, cam de mărimea unei pisici. Din acest gen se pare că s-a format, în a doua jumătate a oligocenului, *Propliopithecus*. Schlosser a descris acest gen numai după o jumătate a maxilarului inferior. Diferențele evolutive sînt interesante față de prima maimuță. Se pare că *Propliopithecus* avea un regim de hrană mai bogat în carne, caninii fiind diferențiați. Talia însăși era mai mare. Din acest gen s-au desprins două linii mari evolutive care s-au ramificat ulterior formînd toate organismele antropomorfe actuale, maimuțe și om. O linie evolutivă, bifurcată

Scanned with OKEN Scanner

în miocen, a dat naştere la giboni şi orangutan. Pe cea de-a doua se manifestă la începutul miocenului un important nod evolutiv prin *Driophithecus fontani*. Această maimuţă a fost descoperită şi descrisă în anul 1856 de către Eduard Lartet. După reconstituire s-a văzut că indivizii aveau o talie mai mare decît a lui *Propliopithecus*. Caninii dezvoltaţi demonstrează un regim preponderent carnivor. Începînd cu driopitecul s-a constatat o modificare caracteristică a suprafeţei molarilor pentru toate organismele ulterioare derivate din acest strămoş. Cei patru tuberculi sînt independenţi, respectiv despărţiţi prin două şanţuri care se încrucişează formînd aşa-numitul „desen al driopitecului". Formele mai vechi sau care nu au derivat din driopitec prezintă tuberculii uniţi doi cîte doi, sub forma a două lame una spre falcă alta spre limbă.

Evoluţia divergentă a driopitecilor în cursul miocenului a condus la diferenţierea a trei ramuri evolutive culminînd cu gorila, cimpanzeul şi omul. Această a treia ramură, a umanizării este cea care ne interesează.

În 1934—35 s-a găsit un alt antropoid fosil, *Ramapithecus*, prin două fragmente de maxilar. Analiza dentiţiei îl situează între driopiteci şi hominide prin faptul că pe maxilarul superior, între alveola caninului şi primul premolar lipseşte spaţiul (diastema) necesară pătrunderii caninului inferior cînd maxilarele se închideau. Aceasta demonstrează o reducere a caninilor inferiori. La gorilă de exemplu aceştia sînt mai înalţi decît dinţii ceilalţi, caracter păstrat şi accentuat de la strămoşii driopiteci.

Din ramapitec se pare că au apărut la începutul pliocenului australopitecii — cele mai vechi hominide. Familia *Hominidae* ar cuprinde astfel două genuri: *Australopithecus* şi *Homo* cu mai multe specii.

Genul *Australopithecus* a fost găsit pentru prima dată în anul 1925 de către R. Dart, în Republica Africană de Sud pe un afluent al rîului Vaal, în apropierea localităţii Taungs. Specia fosilă descoperită a primit numele de *A. africanus*, fiind pînă astăzi considerată cea mai veche formă de australopiteci cunoscută. Se pare că a trăit la limita dintre pliocen şi

Scanned with OKEN Scanner

a

b

c

d

e

Fig. 27. — Înfățișarea posibilă a strămoșilor omului: a) copilul de *Australopithecus africanus* descoperit la Taungs; b) *Homo erectus*, pitecantropul IV (Djawa); c) *Homo sapiens steinheimensis*; d) *Homo sapiens neanderthalensis*; e) *Homo sapiens sapiens* de la Cro-Magnon (după M. M. Gherasimov).

Scanned with OKEN Scanner

cuaternar, cînd clima era încă caldă. Ulterior s-au mai descoperit tot în Africa alte forme de australopiteci mai recenți. Astfel în zona localității Sterkfontein s-a identificat prezența subspeciei *A. africanus transvalensis*, la Swartkrans subspecia *A. a. capensis* iar la Makapansgat subspecia *A. a. prometeus*.

Australopithecus africanus de la Taungs (fig. 27 **a**) se dovedește a avea multe caractere superioare față de maimuțe. Craniul este rotunjit, deși masivul facial este prognat formînd un bot. Arcada dentară este în formă de potcoavă, caracter uman, spre deosebire de maimuțele antropomorfe actuale ca la gorilă de exemplu, la care aceasta este dreptunghiulară, colțurile fiind marcate de canini mari. Deși mici, caninii australopitecului depășesc ușor ceilalți dinți ca înălțime. Fruntea este relativ bombată, fiind lipsită de torusul (îngroșarea) supraorbitară. La australopitecii mai tîrzii se manifestă un torus supraorbitar, iar fruntea este ceva mai teșită. În general australopitecii prezintă o stațiune bipedă, o capacitate craniană mare (cca 600 cm^3) în raport cu înălțimea lor (cca 150 cm).

Interesant este faptul că s-au descoperit în paralel și alți australopiteci, tot în Africa, cu caractere simiene (de maimuță) mai pronunțate care au fost grupați într-un alt subgen: *Australopithecus* (*Paranthropus*). Inițial, la Kromdraai, s-a găsit *A.* (*P.*) *robustus*, iar ulterior la Swartkrans alături de *A.* (*A.*) *africanus capensis*, s-a identificat subspecia de parantrop *A.* (*P.*) *crassidens*. Parantropii seamănă mai mult cu maimuțele antropomorfe. Craniul avînd un torus supraorbitar bine evidențiat și calota craniană teșită apropie craniul și întreaga lor înfățișare de a unei gorile, statura fiind însă de pigmeu. Remarcabilă este reducerea botului care își păstrează forma de potcoavă, cît și prezența uneori a unei bărbii (la australopiteci mai puțin frecventă). Parantropii citați au trăit aproximativ acum 800—600 000 ani. În 1959, doi antropologi, Mary și Louis Leakey, descoperă în Africa Centrală, în stratele canionului Olduai, în estul lacului Victoria, un parantrop mai vechi pe care l-au numit *Zinjanthropus boisei* și care a trăit acum cca 1,7 milioane ani. Capacitatea craniană este la fel de mică ca a celorlalți parantropi 530 cm^3.

Scanned with OKEN Scanner

Se pare că zinjantropul este o rasă mai veche de parantrop, și este numit *Australopithecus* (*Paranthropus*) *robustus* rasa *boisei*.

Pe lîngă formele mici de parantropi, pe care le-am menționat, unii antropologi consideră că ar putea fi incluse în același grup și forme relativ uriașe cum este *Meganthropus palaeojavanicus*, cu o înălțime de aproape 3 m, descoperit în Djawa. Inițial s-a considerat această specie ca aparținînd grupului pitecantropilor.

Teritoriul de origine al australopitecilor este Africa tropicală, într-o zonă în care s-au produs despăduriri, care au impus trecerea la stațiunea bipedă. O serie de cercetători, cum ar fi Howell, susținut de zoogeograful Darlington, arată că la începutul pliocenului (terțiarul superior) între 1° latitudine nordică și 20° latitudine sudică, în Africa s-ar fi produs puternice despăduriri din cauze climatice, ceea ce a însemnat apariția unor nișe ecologice noi pentru simienii vechi, cum era *Ramapithecus*. Este deci posibil ca începutul pliocenului să coincidă cu apariția primilor australopiteci. Aceasta înseamnă o creștere a vîrstei australopitecilor pînă la cca 11 milioane ani, față de forma cea mai veche cunoscută astăzi, *Australopithecus africanus* cu o vechime estimată la cca 1,7 milioane ani.

Australopitecii și parantropii descoperiți pînă astăzi s-ar părea că reprezintă două direcții evolutive desprinse din australopitecul primitiv, care a generat linia evolutivă umană. Ramura evolutivă a parantropilor este evident mai îndepărtată de om, stingîndu-se fără a da naștere la reprezentanți care să ajungă pînă la noi. Australopitecii tîrzii, cunoscuți prin fosilele lor, se pare că ar fi reprezentat o altă direcție evolutivă cu aceeași soartă. Ambele ramuri — parantropii și australopitecii tîrzii — s-au stins acum 400 000 de ani. Ei trăiau în cete, în savane pînă în ținuturile semideșertice, unde primii se pare că erau avantajați fiind singurii capabili să înfrunte condițiile mai grele de acolo.

Descoperirile soților Leakey de la Olduai sînt extrem de importante pentru precizarea celei de-a treia linii evolutive care a luat naștere din australopitecii primitivi ipotetici și

Scanned with OKEN Scanner

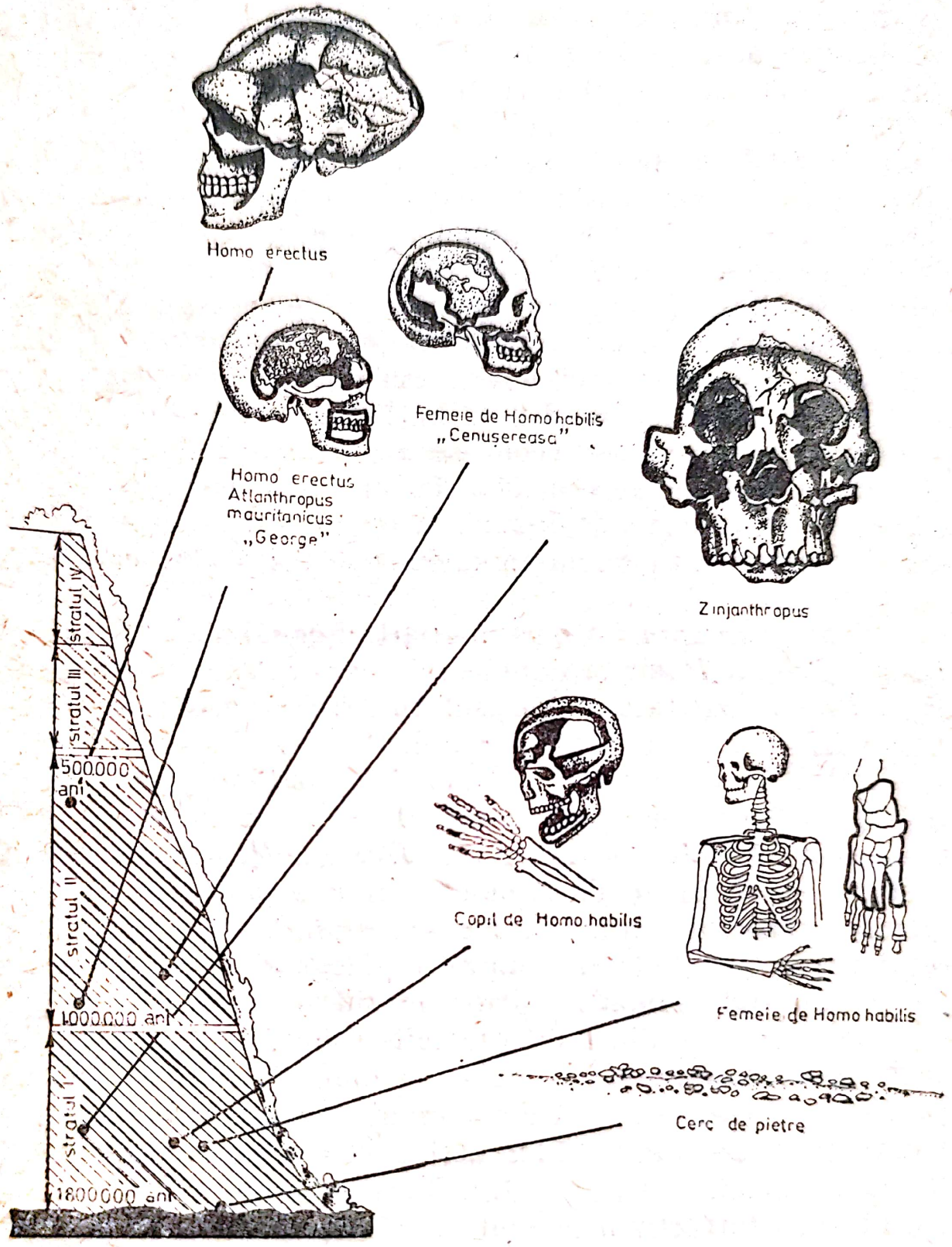


Fig. 28. — Descoperirile soților Leakey de la Olduai. Fiecare fosilă este suprapusă peste piesa corespunzătoare a scheletului omului contemporan (după M. Payne, completat).

Scanned with OKEN Scanner

care a culminat cu omul. În canionul Olduai s-a găsit o succesiune aproape continuă de forme aparţinînd diferitelor specii fosile ale genului Homo, intercalate cu parantropi (fig. 28).

În stratele profunde, mai vechi decît cele cu *Zinjanthropus*, deci cu o vîrstă cam între 1,7 — 1,8 milioane ani, soţii Leakey descoperă fosilele unor hominide pe care le numesc *Prezinjanthropus*. Ele sînt formate din calota craniană, mandibula şi cîteva falange de la mînă stîngă a unui băiat de 12 ani şi clavicula, cîteva falange ale mîinii drepte şi oase ale labei piciorului unei femei. Peste stratele cu ziniatrop, s-au găsit fosile din craniul unui bărbat de pitecantrop numit convenţional „George" vechi de 1 milion de ani. Superior lor, cu o vechime de cca 800 000 ani s-au descoperit piese din craniul unei femei de preziniantrop, numită „Cenuşereasa", iar şi mai nou, cu o vechime de 550 000 ani, o altă calotă de pitecantrop.

Prezinjanthropul nu pare a aparţine genului *Australopithecus*, ci genului *Homo* şi anume celei mai vechi specii a sale: *H. habilis*. Prezenţa acestei specii în Africa a mai fost identificată în Transvaal la Sterkfontein unde s-a descoperit aşa-numitul *Teleanthropus* şi în zona lacului Ciad prin *Tchandantropus uxoris*. De altfel, în cei 30 de ani de cercetări, soţii Leakey au identificat prezenţa lui *Homo habilis* într-un areal vast la est de lacul Victoria efectuînd săpături în puncte diferite pînă spre muntele Kenya, Nairobi şi lacul Eyasi (nordul Tanzaniei). După unii antropologi se pare că această specie nu a trăit numai în Africa, considerîndu-se de exemplu că o serie de fosile din Asia Mică cît şi din China ar aparţine aceluiaşi hominid.

Homo habilis are o calotă craniană cu o conformaţie apropiată de a omului actual, deşi mult mai mică (capacitate de cca 680 cm^3). Surprinde însă lipsa reliefului supraorbitar ca şi a altor formaţiuni întîlnite la pitecantrop şi care lipsesc omului actual. Nu numai craniul este foarte asemănător cu al omului actual dar, în genere, întreg scheletul. Mîna este similară, demonstrînd că era utilizată în procesul muncii. Scheletul membrelor posterioare atestă un mers biped apropiat

Scanned with OKEN Scanner

de al omului recent; degetul mare al membrelor inferioare nu este opozabil, aşa cum se întîlnea la întregul grup al australopitecilor.

Toate aceste perfecţionări adaptative, care îl apropie atît de mult pe *Homo habilis* de omul actual, au necesitat o evoluţie mai îndelungată. Este absurd să se creadă că strămoşul lui *Homo habilis* poate fi un australopitec contemporan, aşa cum este *Australopithecus africanus*, Aceasta este cauza pentru care australopitecii propriu-zişi descoperiţi pînă acum alături de parantropi şi împreună cu *Homo habilis* par a fi descendenţii unui australopitec mult mai vechi care rămîne încă ipotetic.

Homo habilis realizează cele mai vechi unelte, aparţinînd culturii de prund. Sînt simpli galeţi rotunjiţi de rîu, pe care oamenii fosili îi spărgeau la un capăt. Doctorul Leakey a descoperit, pe de altă parte. o serie de cercuri de pietre care se presupune a fi rămăşiţele unor adăposturi probabil construite de aceşti oameni.

Scund, zvelt, cu un plămîn mic, *Homo habilis* a declanşat orologiul istoriei umanităţii şi a evoluţiei pe plan social odată cu primii galeţi transformaţi în unelte.

Lui *Homo habilis* îi urmează *Homo erectus* ca succesiune în timp. Prima descoperire este realizată în anul 1891 de către E. Dubois, adept al ideilor lui E. Haeckel care considera că a trebuit să existe pe linia de evoluţie umană un strămoş cu caractere intermediare între maimuţă şi om, dar avînd o staţiune bipedă E. Dubois găseşte fosilele acestui ipotetic *Pitecanthropus erectus* în insula Djawa la Trinil (fig. 27 *b*). În această insulă s-au descoperit pînă astăzi mai mulţi pitecantropi.

După afirmaţiile antropologilor, pitecantropii cei mai vechi din Djawa au trăit acum cca 700 000 ani, formînd populaţia de *Pithecanthropus robustus*, care aparţine subspeciei *Homo erectus erectus*. Este posibil ca aceştia să fi fost contemporani şi cu „George“ descoperit de Leakey la Olduai, deşi se susţine că pitecantropii africani ar fi mai noi. Pentru moment nu putem decît să rămînem la această opinie, deşi vechimea lui „George“, după identificările făcute de Leakey este mai mare.

Scanned with OKEN Scanner

„George", împreună cu alţi pitecantropi descoperiţi în Africa, sînt încadraţi în grupul atlantropilor, care formează subspecia *Homo erectus mauritanicus*. Cu excepţia lui „George", atlantropii sînt pitecantropi mai recenţi, contemporani cam cu sinantropii, avînd o vechime de 300 000—200 000 ani. În ordinea vechimii, după *Pithecantropus robustus* din Djawa ar urma pitecantropul european, *Homo erectus heidelbergensis*. Ulterior ar fi pitecantropul lui Dubois din Djawa, populaţii mai noi ale subspeciei *Homo erectus erectus*, trăind cam acum 500 000—400 000 ani, iar acum circa 350 000 ani ar fi existat populaţiile de *Homo erectus pekinensis*, sau sinantropii.

Reprezentanţii speciei *Homo erectus* au, în ansamblul lor, la maturitate, capacităţi craniene mai mari decît *Homo habilis*. Astfel, pitecantropii vechi au capacităţi craniene în jur de 1 000 cm³, iar sinantropii depăşesc aceste valori, în medie avînd 1 075 cm³, dar atingînd capacităţi maxime de 1 225 cm³. Pitecantropul lui Dubois era se pare mai înalt (160-170 cm), în timp ce toate celelalte forme cunoscute (inclusiv sinantropii), aveau o talie sub 160 cm.

Este ciudat că *Homo erectus*, care ar părea o continuare a evoluţiei speciei *Homo habilis* către omul actual, prezintă, se pare, neaşteptat de multe caractere simiene. Însăşi calota craniană, deşi oferă valori ridicate din punctul de vedere al volumului creierului, este aplatizată, fruntea mică şi marcată anterior de un torus supraorbitar puternic, ca la maimuţe. Dentiţia sinantropilor, deci a pitecantropilor evoluaţi, prezintă, după Weidenreich 12 caractere simiene.

Homo erectus fabrica unelte de piatră ceva mai perfecţionate decît strămoşul său. Caracteristic pitecantropilor le sînt uneltele produse prin aşchiere (cultura clacton), cît şi cele prin prelucrarea ambelor feţe ale silexului cu păstrarea, ca unealtă, a părţii centrale (cultura de miez). Pitecantropii tîrzii (sinantropii) cunoşteau focul. Indivizii speciei *Homo erectus* duceau o existenţă socială fiind vînători şi trăind în peşteri. Specia trăia, se pare, în întreg arealul tropical şi temperat cald al Europei, Asiei şi Africii. A suportat, la limitele boreale ale arealului său, schimbările climatice dato-

Scanned with OKEN Scanner

rate glaciațiilor vechi (Donau, Günz și Mindel), fără a veni în contact cu calota glaciară sau cu temperaturi coborîte. Este posibil să se fi stins acum cca 200 000 de ani prin concurența celor mai vechi populații ale speciei *Homo sapiens*.

Homo erectus rămîne încă un mister din punctul de vedere al locului pe care îl ocupă în evoluția omului. Haeckel a dorit să descopere o formă de tranziție între maimuțele antropomorfe și om, iar Dubois a scos la iveală din sedimentele de la Trinil pitecantropul. Astăzi însă, cînd soții Leakey au identificat pe *Homo habilis* ca prim strămoș al omului în evoluția genului din care face parte, *Homo erectus* cu caracterele sale intermediare mai mult stînjenește alcătuirea unei imagini evolutive. Transformarea gracilului *Homo habilis* în brute de felul pitecantropilor, cu reluarea unor caractere simiene, pune în încurcătură pe antropologi. Soții Leakey afirmă, din această cauză, că *Homo erectus* ar fi o încercare nereușită de umanizare, o linie evolutivă care se stinge asemeni parantropilor. Pentru biologul modern nu este greu de imaginat înfrîngerea unei specii care a cucerit trei continente de către alta cu un areal limitat la un singur continent. Important este însă faptul că între ultima evidență fosilă a lui *Homo habilis* și prima a lui *Homo sapiens* se întind cîteva sute de mii de ani fără nici o probă că prima specie ar fi continuat să existe.

Homo sapiens este o specie polimorfă, cu mai multe subspecii, dintre care doar una a reușit să atingă perfecționarea, restul pierind în negura timpurilor.

Fosilele cele mai vechi de *Homo sapiens* s-au găsit la Swanscombe în Anglia (cu o vîrstă de cca 250 000 ani), la Steinheim în Germania (cca 200 000 ani) și la Fontéchevade în Franța (cca 150 000 ani). Se pare că toate aparțin unei singure subspecii: *Homo sapiens steinheimensis* (fig. 27 e), cu o capacitate craniană de 1 150—1 350 cm^3 și cu multe caractere mai apropiate de omul actual decît ale neandertalienilor propriu-ziși. Dar și aceste hominide prezintă un torus supraorbitar, este drept mult mai redus decît la pitecantropi și absent în zona mediană (la rădăcina nasului).

Neandertalienii propriu-ziși sînt mai noi, existînd evi-

denţe de acum cca 70 000—35 000 ani. Ei sînt formaţi din trei subspecii necontestate: *Homo sapiens neanderthalensis* (fig. 27 d) în Europa, *H. s. rhodesiensis*, în Africa şi *H. s. soloensis* în Djawa. Neandertalianul african prezintă o serie de caractere care îl îndepărtează mult de omul actual, ca de exemplu un relief supraorbitar mult mai dezvoltat decît la pitecantrop şi chiar decît la maimuţe. În schimb s-au identificat alte caractere apropiate de ale omului recent. Probleme similare le pun neandertalienii din Djawa la care multe caractere îi apropie de pitecantropul lui Dubois. Se pare deci că evoluţia a „încercat" soluţii diferite. Neandertalienii în general erau mici (înălţime de 155 cm), robuşti, cu o capacitate craniană de 1 035—1 255 cm^3 şi cu o frunte teşită. Bărbia lipsită de trigon mental şi trasă înapoi ajungînd chiar la nivelul rădăcinii nasului.

Contemporani cu neandertalienii „clasici" s-au identificat în zona Asiei mici o serie de fosile umane atestînd existenţa unei subspecii cu caractere intermediare, între neandertalieni şi omul actual. Originea ei este controversată.

Deşi a părut iniţial discutabilă, ideea că neandertalienii „clasici" reprezintă linii evolutive laterale pare a fi acceptată tot mai mult în ultima vreme. Este astfel posibil ca evoluţia spre omul actual să se fi desfăşurat prin intermediul vechii subspecii *Homo sapiens steinheimensis*, continuată apoi prin populaţii de felul celor citate în Asia mică. În cadrul acestora din urmă s-au identificat şi forme foarte apropiate de neandertalienii „clasici". Probabil că între indivizii comunităţilor tribale aparţinînd sau nu subspeciilor diferite au avut loc lupte, luări de prizonieri ca şi metisaje, ceea ce explică prezenţa caracterelor neandertaliene „clasice" în populaţiile din Asia Mică.

Întregul grup al neandertalienilor a trăit în perioadele marilor glaciaţii Riss şi Würm I şi în interglaciarele respective. Refugiul în peşteri, focul şi utilizarea blănurilor de mamifere ca veşminte au reprezentat trei modalităţi esenţiale de luptă ale neandertalienilor europeni cu temperaturile scăzute. Neandertalienilor le este caracteristică cultura mousteriană ale

Scanned with OKEN Scanner

cărei evidenţe au fost descoperite în toate cele trei continente ale lumii vechi. Longevitatea medie era de 29,4 ani.

Subspecia *Homo sapiens sapiens* a apărut în interglaciarul Würm I — Würm II care începe aproximativ acum 40 000 ani. Formele cele mai vechi cunoscute pînă astăzi au fost descoperite la *Cro-Magnon* şi surprind prin înălţimea lor mare (190 cm) în raport cu alţi indivizi de *Homo sapiens sapiens* descoperiţi ulterior a căror medie este de cca. 160 cm. Caracteristic întregii subspecii este calota craniană bombată, frunte proeminentă cît şi prezenţa proeminenţei mentoniere (bărbie). În paleoliticul superior oamenii se pare că aveau o longevitate medie de 32,4 ani, în mezolitic 31,5 ani, în neolitic 38 ani. Astăzi, după aproape patru mii de ani de cultură a metalelor prin îmbunătăţirea treptată a standardului de viaţă, omul a ajuns să trăiască în medie şase decenii.

Din punct de vedere genetic este posibil astfel ca *Homo sapiens sapiens* să fie un „compromis" evolutiv, înglobînd gene foarte diferite care au permis omului recent să aibă un areal mult mai vast decît neandertalienii. Oricum, pentru antropologia actuală este încă neexplicată apariţia neaşteptată în Europa, acum 40 000 de ani a omului de Cro-Magnon (fig. 27, e), distinct faţă de neandertalianul european care dispare tot atît de surprinzător. Modificarea climei să fi fost un factor de selecţie care a schimbat cursul evoluţiei umane? Se poate ca neandertalienii europeni, izolaţi de glaciaţia în grupuri mici, să fi atins un grad înalt de homozigoţie. Variabilitatea genetică restrînsă a barat astfel posibilitatea restructurării adaptative pentru condiţii de viaţă complet schimbate. În acelaşi timp capacitatea adaptativă ridicată a lui *Homo sapiens sapiens* demonstrează o variabilitate largă genetic rezultată posibil din preluarea de gene vechi neandertaliene cît şi prin apariţia de mutante noi.

Acesta este pe scurt drumul parcurs, în mai puţin de două milioane de ani de specia care a cucerit planeta şi încearcă să o cunoască pentru a-şi face viaţa mai bună. Evoluţia omului nu este însă decît un ultim act al transformărilor lumii vii, care se întind pe o durată de patru miliarde cinci sute de mii de ani. Este însă actul cel mai important în care

Scanned with OKEN Scanner

materia se perfecționează pînă atinge capacitatea de autocunoaștere.

Aici deci lucrarea noastră se încheie nu înainte de a mărturisi speranța că cititorii ei vor înțelege, dincolo de dificilele principii și legi ale vieții, pe care am încercat să le expunem, că natura vie a planetei noastre este un sistem unitar și extrem de complex pe care știința l-a descifrat parțial. Uluitoarea revoluție a științei și tehnicii din ultimile decenii a deschis însă orizonturi noi de cunoaștere a naturii puțin bănuite de înaintași. Dar fără truda și scînteia celor dinaintea noastră noi cei de azi nu am avea bucuria realizărilor mari și nici speranța că munca noastră se va concretiza prin realizări și mai importante ale generației de mîine.

Scanned with OKEN Scanner

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

Băcescu M., Les Mysidacés des eaux Roumaines. Etude taxonomique, morphologique, biogeographique et biologique. Annales scientifiques de l'Université de Jassy, Iaşi, 1940, tom 26, 453—804.

Băcescu M., *Cumacea*. Fauna R.P.R., volum 4, fascicola 1, Ed. Academiei, Bucureşti, 1951.

Băcescu M., *Mysidacea*. Fauna R.P.R., volum 4, fascicola 3, Ed. Academiei, Bucureşti, 1954.

Băcescu M., Die kaspische Reliktfauna im ponto-asowschen Becken und in anderen Gewässern. Kieler Meeresforschungen, Kiel, 1966, volum 22, nr. 2, 176—188.

Băcescu M., *Müller G.* şi *Gomoiu M. T.*, Cercetări de ecologie bentală în Marea Neagră. Analiza cantitativă, calitativă şi comparată a faunei bentale pontice. Ecologie marină, volumul 4, Ed. Academiei, Bucureşti, 1971.

Bănărescu P., *Pisces-Osteichthyes*. Peşti ganoizi şi osoşi. Fauna R.S.R. volum 13, Ed. Academiei, Bucureşti, 1964.

Bănărescu P., Principii şi probleme de zoogeografie. Ed. Academiei, Bucureşti, 1970.

Bănărescu P., Principiile şi metodele zoologiei sistematice. Ed. Academiei, Bucureşti, 1973.

Bănărescu P. şi *Boşcaiu N.*, Biogeografie, perspectivă genetică şi istorică, Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1973.

Beklemişev V. N., Bazele anatomiei comparate a nevertebratelor. Academia R.P.R., Bucureşti, 1956—1957.

Scanned with OKEN Scanner

Bittman E., Cibernetică şi biologie. Servomecanisme homeostatice. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1974.

Botnariuc N., Din istoria biologiei generale. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1961.

Botnariuc N., Principii de biologie generală. Ed. Academiei, Bucureşti, 1967.

Botnariuc N., Biologie generală. Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1974.

Cărăuşu S., Amphipodes de Roumanie. Gammaridés de type Caspien. Inst. Cercet. Piscicole al României. Monografia nr. 1, Bucureşti, 1943.

Ceapoiu N., Metode statistice aplicate în experienţele agricole şi biologice. Ed. Agro-Silvică, Bucureşti, 1968.

Darwin Ch., Originea speciilor prin selecţie naturală sau păstrarea raselor favorizate în lupta pentru existenţă. Ed. Academiei, Bucureşti, 1957.

Darwin Ch., Descendenţa omului şi selecţia sexuală. Ed. Academiei, Bucureşti, 1967.

Dobzhansky Th., Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York and London, 1966.

Elton Ch., Animal ecology. The Macmillan Co., New York, 1927.

Falconer D. S., Introducere în genetica cantitativă. Ed. Agro-Silvică, Bucureşti, 1969.

Feider Z., *Grossu Al.*, *Gyurko St.* şi *Pop V.*, Zoologia vertebratelor. Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1964.

Gause G. F., The struggle for existence. Hafner Publ. Comp., New York and London 1964 (prima ediţie, Moscova, 1934).

Giosan N. şi *Săulescu N.*, Principii de genetică. Ed. Ceres, Bucureşti, 1972.

Gomoiu M. T. şi *Porumb I.*, *Mya arenaria* L. a bivalve recently penetrated into Black Sea. Ed. Academiei, Rev. Roum. Biologie, ser. Zoologie, Bucureşti, 1969, tom 14, no. 3, 199—202.

Grassé P. P., *Poisson R.*, *Tuzet Odette*, Zoologie. Invertébrés. Masson et C-ie, Paris, 1961.

Scanned with OKEN Scanner

Haggis G. H. şi *colab.*, Introducere în biologia moleculară. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1968.

Huxley J. S., Evolution. The modern synthesis. Allen and Unwin, London, 1942.

Lack D., The natural regulation of animal number. Claredon Press, Oxford, 1967.

Loeblich A. R. and *Tappan Helen*, *Sarcodina*, chiefly „*Thecamoebians*" and *Foraminifera*. The Geolog. Soc. of America and the Univ. of Kansas Press, New York, 1964.

Lindeman R., The trophic — dynamic aspect of ecology. Ecology, 1942, tom 23, 399—418.

MacArthur R. şi *Connell J.*, Biologia populaţiilor. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti 1970, ediţie îngrijită de Gr. Strungaru.

Mayr E., Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge, 1966.

Mettler L. şi *Gregg Th. G.*, Genetica populaţiilor şi evoluţia. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1974.

Mihoc Gh. şi *Micu N.*, Elemente de teoria probabilităţilor şi statistică, Manual pentru anul 4 liceu, Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1974.

Milcu Şt. şi *Maximilian C.*, Introducere în antropologie. Ed. Ştiinţifică Bucureşti, 1967.

Molaş C., Charles Darwin, viaţa şi opera. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1972.

Molaş C. şi *Băcescu M.*, Les premiers polychètes sédentaires d'eau douce recueillis en Roumanie. Coptes rendus des séances de l'Acad. Scienc. Roumanie, 1938, tom. 2, no. 4, 377—378.

Nicolau E. şi *Bălăceanu C.*, Cibernetica. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1961.

Nicolau E. şi *Bălăceanu C.*, Elemente de neurocibernetică. Ed. Ştiinţifică, Bucureşti, 1967.

Scanned with OKEN Scanner

Odum E., Fundamentals of ecology. W. B. Saunders Comp., Philadelphia and London, 1968.

Patrulius D., Călătorie în mările trecutului. Ed. Ştiinţifică, colecţia „Natura şi omul", Bucureşti, 1971.

Pora E., Consideraţii asupra importanţei factorului osmotic şi factorului rapic în desfăşurarea vieţii în Marea Neagră. Ed. Academiei, Hidrobiologia, tom 3, Bucureşti, 1961.

Pora E., Le facteur rapique et le metabolisme minéral. Ed. Academiei, Rev. Roum. Biologie, ser. Zoologie, Bucureşti, 1966, tom. 11, no. 2, 77—110.

Racoviţă E., Evoluţia şi problemele ei. Biblioteca „Astrei", Cluj, 1929; republicat în volumul E. Racoviţă „Opere alese", Ed. Academiei, Bucureşti, 1964.

Radu V. Gh. şi *Radu V. V.*, Zoologia nevertebratelor. Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1967—1969.

Remane A. and *Schlieper C.*, Biology of brackish water. E. Schweizerbart'sche Verlangsbuchhandlung, Stuttgart, 1971.

Shelford V., Physiological animal geography. Journ. of Morphology, 1911, tom. 22, 551—618.

Simpson G. G., The major features of evolution. Columbia Univ. Press, New York and London, 1965.

Snedecor G., Metode statistice aplicate în cercetările de agricultură şi biologie, Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1968.

Stahl W., Rasch D., Siler R., Váchal J., Genetica populaţiilor pentru zootehnişti, Ed. „Ceres", Bucureşti, 1974.

Stugren B., Ecologie generală (cu elemente de ocrotirea naturii). Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti, 1965.

Stugren B., Evoluţionismul în secolul XX. Certitudini, divergenţe, idealuri. Ed. Politică, Bucureşti, 1969.

Tufescu M., Populaţiile de foraminifere din apele litorale româneşti. Ed. Academiei, Bucureşti, 1974.

Scanned with OKEN Scanner

Tufescu M., Animale cu cochilii, tuburi și căsuțe. Ed. Științifică, colecția „Natura și omul", București, 1974.

Watson J., Biologia moleculară a genei. Ed. Științifică, București, 1974.

Weisz P., The science of biology. New York, 1963.

Zavadski K. M., Teoria speciei. Ed. Științifică, București, 1963.

* * * Progrese și perspective în biologie. Universitatea București. Facultatea de biologie și Societatea de Științe biologice din R. S. România, București, 1974.

Scanned with OKEN Scanner

CUPRINS

CUVÎNT ÎNAINTE 5
de conf. dr. G Strungaru

INTRODUCERE 7

CARACTERISTICILE FUNDAMENTALE ALE MATERIEI VII 11

Organizarea sistemică 11

I. Teoria sistemică 11
II. Diversitatea sistemelor biologice 19
III. Caracteristicile de organizare ale sistemelor biologice . . . 31

EXEMPLIFICĂRI DF FUNCŢIONALITATE SISTEMATICĂ ÎN LUMEA VIE 43

IV. Caracteristici generale. 43
V. Metabolismul şi reglarea sa 51
VI. Reproducerea 68
VII. Circulaţia substanţelor şi transferul energetic în natură . . 80
VIII. Numărul indivizilor şi reglarea numerică a populaţiilor biocenozei 89

EVOLUŢIONISMUL MODERN 109

I. Principalele orientări 109
II. Populaţia şi specia 129
III. Bazele genetice ale variabilităţii 138

Scanned with OKEN Scanner

IV. Variabilitatea şi evoluţia 157
V. Echilibrul genetic al populaţiilor ideale 173
VI. Semnificaţia statistică a factorilor evoluţiei 184
VII. Teoria darwinistă a selecţiei naturale 211
VIII. Interacţiunea între selecţia naturală şi ceilalţi factori ai procesului evolutiv 241
IX. Micro şi macroevoluţia 257
X. Macroevoluţia regnului animal 264
XI. Originea şi evoluţia biologică a omului 296

Bibliografie selectivă 311

Scanned with OKEN Scanner

Lector: CĂLIN DIMITRIU
Tehnoredactor: GABRIELA ILIOPOLOS

Bun de tipar: 28. VIII. 1976. Apărut: 1976. Comonda nr. 875. Tiraj: 19 500 broșate. Coli de tipar: 20.

Tiparul executat sub comanda nr. 180/1976., la Întreprinderea poligrafică „Crișana", Oradea str. Moscovei nr. 5.
Republica Socialistă România

Scanned with OKEN Scanner

Ne aflăm în fața unei cărți care răspunde necesității de a se prezenta tineretului studios — în primul rînd elevilor de liceu — o imagine actuală a problematicii și a modalităților de cercetare într-un domeniu de o covîrșitoare însemnătate — evoluționismul biologic.

conf. dr.
G. STRUNGARU

Scanned with OKEN Scanner